

BERICHTE
aus dem
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE
an der
CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT · KIEL

Nr. 158

1 9 8 6



DIE STELLUNG DOMINANTER COPEPODEN-ARTEN
IM NAHRUNGSGEFÜGE TYPISCHER WASSERKÖRPER DER GRÖNLAND-SEE

von

Klaus-Günther Barthel

DOI 10.3289/IFM_BER_158

Institut für Meereskunde
Abteilung Marine Planktologie
Düsternbrooker Weg 20
D-2300 Kiel 1, FRG

THE POSITION OF DOMINANT COPEPOD SPECIES IN THE FOOD WEB OF TYPICAL WATER BODIES OF THE GREENLAND SEA.

Abstract:

In June and July of the years 1983 and 1984 MIZEX (Marginal Ice Zone Experiment) took place in the Fram Strait (Greenland Sea) between Spitsbergen and Greenland. Within the scope of this project I investigated particulate substance and zooplankton in the upper 300 m of the ocean. Carbon and lipid content of adult and subadult stages of the dominant copepods (Calanus finmarchicus, C. glacialis and C. hyperboreus) in ice-covered and ice-free areas as well as the food uptake of these species under in situ conditions were determined. The food offered in situ was measured volumetrically with a Coulter Counter. Faecal pellets were collected and analysed using scanning electron microscopy. The stations were grouped into five categories according to the hydrographic features encountered, and results were evaluated group-wise.

Concentration of particulate substance in the sea-water (0-40 m integrated) was very low under the ice-cover ($3.5 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-2}$) while values were much higher in the marginal ice zone ($11.6\text{--}23.1 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-2}$) and the East Greenland shelf polynya ($24.7 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-2}$). The size distribution of the particulate material varied among station groups in dependence on the phytoplankton composition.

The ingestion rate of C. finmarchicus increased significantly in a linear fashion with the amount of food offered, while no such relationship could be established for C. glacialis and C. hyperboreus. Total food uptake was usually between 0 and 2% body carbon per day with maximum values of 5-7% body carbon per day. In 60% of all experiments large particles were preferred over smaller ones. Food selection was independent of the amount of food offered. Comparison of ingestion rates on diatoms, dinoflagellates, flagellates and heterotrophic ciliates did not show consistent preferences for any group or species. Phaeocystis pouchetii was hardly ingested at all.

Faecal pellets from animals in phytoplankton rich waters mainly contained remnants of diatoms and armoured dinoflagellates. Frustules were often crushed to small pieces, but sometimes intact cells or short chains were

found in the faeces. In diatom-poor regions faecal pellets contained soft amorphous material only.

Carbon and lipid content of the animals from ice-covered areas suggested a bad nutritional situation for herbivorous zooplankton. C/N-ratios of C. finmarchicus from these areas indicated protein catabolism. Ice algae were apparently not an appropriate or sufficient food for the animals from ice-covered areas. At the marginal ice zone and in the East Greenland shelf polynya food was abundant due to phytoplankton blooms. Accordingly, the animals had high carbon and lipid contents. The carbon content of the animals was almost always correlated with one or both of the in situ parameters POC and Chl a, while for the lipid content this was the case only for copepodite stages V and females of C. hyperboreus.

Calculations show that the Calanus stages investigated consumed from 0% to 65% of the primary production and 2% or less of the in situ POC per day. In the leads and open-water areas of the pack-ice region of the East Greenland Current the average consumption was 4% of the potential primary production, in the shelf polynya 1% and in the marginal ice zone 3%, 15% and 21%. This means that in the very productive immediate ice-edge region a significant portion of the newly formed algal cells could be utilized by the herbivorous copepods.

These results underscore the importance of marginal ice zones of polar regions as especially productive areas of the ocean. In the frontal zones of the Fram Strait nutrient input into the upper layer is most likely hydrographically mediated. This as well as the nutrient regeneration by zooplankton increase the productivity and lay the foundation for extensive fisheries exploitation.

INHALTSVERZEICHNIS

1. <u>Einleitung</u>	1
2. <u>Die Hydrographie der Framstraße</u>	3
2.1 Großräumige Strömungen	3
2.2 Kleinräumige Prozesse	6
2.3 Die Eisbedeckung und ihre Auswirkungen	7
3. <u>Material und Methoden</u>	9
3.1 Probennahme	9
3.2 Messung der Partikelgrößenspektren im Meerwasser	9
3.3 Experimente zur Nahrungsaufnahme	11
3.3.1 Versuchsdurchführung	11
3.3.2 Aufarbeitung der Coulter Counter-Zählungen	12
3.3.3 Mathematische Weiterverarbeitung der Ingestionsraten	14
3.3.4 Aufarbeitung der Utermöhl-Proben	16
3.4 Untersuchung der Kotballen	16
3.4.1 Versuchsdurchführung	16
3.4.2 Aufarbeitung der Proben	18
3.5 Messung des Lipidgehaltes der Copepoden	18
4. <u>Ergebnisse</u>	19
4.1 Klassifizierung der Stationen	19
4.2 Die Partikuläre Substanz im Meerwasser	21
4.2.1 Vertikal-Verteilung	21
4.2.2 Horizontal-Verteilung	22
4.2.3 Größen-Häufigkeits-Verteilung	25
4.3 Die Nahrungsaufnahme der <u>Calanus</u> -Arten	29
4.3.1 Gesamtbetrachtung des Untersuchungsgebietes	29
4.3.1.1 Nahrungsaufnahme in Abhängigkeit vom Gesamt-Nahrungsangebot	29
4.3.1.2 Beziehung zwischen Nahrungsaufnahme und Partikelgröße	38
4.3.2 Vergleich zweier Framstraßen-Querschnitte aus den Jahren 1983 und 1984	43
4.3.2.1 Hydrographie, Biomasse und Ingestion	43

4.3.2.2 Phytoplankton-Arten und ihr Anteil an der ingestierten Biomasse	46
4.4 Abbildung der aufgenommenen Nahrung in den Kotballen	51
4.5 Der Ernährungszustand der Copepoden	56
4.6 Auswirkungen der Nahrungsaufnahme auf Phytoplankton-Biomasse und Primär-Produktion	61
 5. <u>Diskussion</u>	 66
5.1 Die Untersuchungsmethoden und ihre Grenzen	66
5.2 Das Seston in der Framstraße	70
5.3 Die Nahrungsaufnahme von <u>Calanus</u> spp.	74
5.4 Aspekte der Nahrungsselektion	79
5.5 Der Ernährungszustand von <u>Calanus</u> spp. in verschiedenen Wassermassen	82
5.6 Die epontische Flora als potentielle Nahrungsquelle für Copepoden	85
5.7 Die Bedeutung von <u>Calanus</u> spp. für das Ökosystem der Framstraße	87
 6. <u>Zusammenfassung</u>	 94
 7. <u>Literatur-Verzeichnis</u>	 96
 8. <u>Datenanhang</u>	

1. EINLEITUNG

Das Vorkommen von Zooplankton ist in den einzelnen geographischen Bereichen des Weltmeeres sehr unterschiedlich. Bereits auf mehreren großen Expeditionen um die Jahrhundertwende wurden verhältnismäßig geringe Bestände in tropischen und subtropischen Zonen gefunden, während die Biomassen zu den Polen immer mehr anstiegen. In der Arktis werden nach ZENKEVITCH (1963) die höchsten Zooplanktonbestände am Rande des Nordpolarmeeres gefunden; im arktischen Becken selber liegen die Zahlen wieder wesentlich niedriger. Dieses Muster wird auf der Südhalbkugel nicht angetroffen, da der unmittelbare Polarbereich von den antarktischen Land- und Eismassen eingenommen wird. Die Produktivität des Meeres ist entgegengesetzt verteilt wie die Biomasse. In tropischen und subtropischen Zonen liegt sie im Jahresmittel am höchsten und nimmt zu den Polen hin ab. Aber auch in den Polargebieten gibt es Bereiche, die während bestimmter Zeiten des Jahres sehr produktiv sind, ein Umstand, der Fischern und Walfängern seit jeher bekannt ist. Hierbei handelt es sich vornehmlich um die Übergangsbereiche vom offenen Wasser zum Packeis, die während des kurzen Sommers besonders reich an Plankton und Nekton sind. Zu Beginn des Sommers entwickelt sich hier innerhalb weniger Wochen ein hoher Phytoplankton-Bestand, der die Nahrungsgrundlage für die Sekundär-Produzenten darstellt. Diese wiederum dienen Fischen wie der Lodde und dem Arktischen Dorsch als Futter (WIBORG 1948, LOWRY & FROST 1981, HASSEL 1986) und sind insofern von fischereiwirtschaftlichem Interesse.

Über die spezifischen Mechanismen eines Eisrand-Ökosystems ist bislang wenig bekannt. Bis in jüngste Zeit bestanden die meisten Untersuchungen aus der Erfassung der Plankton-Biomasse und der Identifizierung der Arten. So veröffentlichte GRAN (1897) "Bemerkungen über das Plankton des Arktischen Meeres", BRAARUD (1935), PAASCHE (1960) und RAMSFJELL (1960) untersuchten das Phytoplankton in der Norwegischen und Grönland-See, JESPERSEN (1939a und b), WIBORG (1955 und 1960) und JASCHNOV (1970) berichteten über die Zooplankton-Verteilung vor Grönland, in der Norwegischen See und dem Nordpolarmeer, und GRAINGER (1959) beschrieb einen Jahreszyklus des Zooplanktons in der kanadischen Arktis. Erst seit wenigen Jahren wird der Einfluß des Eises auf die Struktur polarer Ökosysteme untersucht. ALEXANDER & NIEBAUER (1981) und SCHANDELMEIER & ALEXANDER (1981) untersuchten die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons in der Bering-See und betonten die Bedeutung

der Eisschmelze für die Wassersäulen-Stabilität. Algenzellen aus dem Eis trugen möglicherweise als Inoculum zur Entstehung der Planktonblüte bei. Über ähnliche Ergebnisse berichteten SMITH & NELSON (1985) aus der Antarktis. PERUYEVA (1977) und HUNTLEY (1981) führten Nahrungsuntersuchungen an arktischen Copepoden des Weißen Meeres bzw. der Labrador-See durch. Dabei wurden aber genausowenig wie bei COONEY & COYLE (1982) und DAGG et al. (1982) in der Bering-See die vom Eis beeinflussten Gebiete berücksichtigt. Erst BÅMSTEDT & TANDE (1985) und TANDE & BÅMSTEDT (1985) maßen Ingestion, Respiration und Exkretion von Copepoden in der Eisrandzone der Barents-See und fanden sehr variable Ergebnisse, die unabhängig vom Chlorophyll-Gehalt des Wassers waren. Aus dem nördlichen Teil der Grönland-See, der Framstraße, sind bislang nur wenige Planktonuntersuchungen bekannt. BÅMSTEDT (1984) machte Messungen zur Ernährungsphysiologie von Calanus glacialis in einem Fjord West-Spitzbergens und fand beträchtliche individuelle Schwankungen der Freßaktivität bei insgesamt kontinuierlicher Nahrungsaufnahme der Population. Die einzige Eiskantenstudie im ozeanischen Bereich (HEIMDAL 1983) beschäftigte sich mit Phytoplankton-Verteilung und Primär-Produktion in Abhängigkeit von der hydrographischen Situation. Auch hier wurde neben anderen Faktoren die Bedeutung des Schmelzwassers für die Stabilisierung der Wassersäule deutlich.

1983 und 1984 fand jeweils im Juni/Juli eine Expedition mit FS "Polarstern" in die Framstraße statt. Den Rahmen bildete ein großes internationales Experiment (MIZEX = Marginal Ice Zone Experiment), dessen Ziel es war, die besonderen hydrographischen und glaziologischen Bedingungen und ihre Auswirkungen auf das Klima der Nordhalbkugel zu erforschen. Eingebettet darin war ein umfassendes biologisches Programm zur Untersuchung der speziellen Verhältnisse in vom Eis beeinflussten Ökosystemen. Ziel meines Beitrags zu diesem Programm war es, die Funktion des herbivoren Zooplanktons als Konsument in Abhängigkeit von der hydrographischen und Eis-Situation zu untersuchen. Das Zooplankton in der Framstraße wird von der Gattung Calanus stark dominiert (WIBORG 1955, SMITH et al. 1985). Daher wurden die Untersuchungen an den älteren Copepodit-Stadien dieser Gattung durchgeführt, und zwar auf verschiedenen Stationen im Eisrandbereich, im Packeisgürtel und in einer grönländischen Küstenpolynya.

2. DIE HYDROGRAPHIE DER FRAMSTRASSE

Das Nordpolarmeer ist ringsum von Landmassen umgeben und steht nur an wenigen Stellen mit den großen Ozeanen in Verbindung. Die Beringstraße zwischen Sibirien und Alaska ist die einzige Verbindung zum Pazifik; Davisstraße, Framstraße und Barents-See stellen den Übergang zum Atlantik dar (Abb. 1). Die Framstraße ist der nördliche, zwischen Grönland und Spitzbergen gelegene Teil der Grönland-See. An den vier genannten Übergängen findet ein ständiger Wasseraustausch zwischen Nordpolarmeer und Pazifik bzw. Atlantik statt, wobei allerdings der größte Teil durch die Framstraße erfolgt (COACHMAN & AAGAARD 1974). Nach FLETCHER (1965, zitiert in COACHMAN & AAGAARD 1974) beträgt der Einstrom ins Nordpolarmeer 3,2 Sv in der Framstraße, 1,0 Sv in der Beringstraße und 1,0 Sv in der Barents-See; der Ausstrom beträgt 4,0 Sv durch die Framstraße und 1,3 Sv durch die Davisstraße. TIMOFEYEV (1963) kommt auf ähnliche Werte. Die Gründe hierfür sind: 1) Nur in der Framstraße gibt es zwei starke meridionale Strömungen; 2) Die Framstraße ist als einzige mehrere tausend Meter tief und weist somit einen großen Querschnitt auf. COACHMAN & AAGAARD (1974) geben an, daß (gemessen auf 79°N) der Meeresboden auf über 40% der Strecke zwischen Grönland und Spitzbergen mehr als 2000 m tief liegt. Im folgenden sollen die verschiedenen hydrographischen Prozesse in der Framstraße näher erläutert werden.

2.1 Großräumige Strömungen

Erste ozeanographische Untersuchungen der Framstraße wurden bereits um die Jahrhundertwende von Nansen unternommen. Nach HELLAND-HANSEN & NANSEN (1909) kennzeichnen zwei große Strömungen die Framstraße: Der Westspitzbergen-Strom (West Spitsbergen Current = WSC), der im Ostteil der Framstraße nach Norden fließt, und der Ostgrönland-Strom (East Greenland Current = EGC), der weiter westlich nach Süden fließt (Abb. 2). Der Westspitzbergen-Strom ist ein Ausläufer des Norwegen-Stroms und bringt daher relativ warmes und salzreiches Atlantik-Wasser in das Arktische Becken hinein. Die Wassermassen des Ostgrönland-Stroms dagegen sind sehr kalt und salzarm. An seiner Oberfläche transportiert der EGC Polares Wasser und Eis bis in den Nordatlantik hinein. Der WSC spaltet auf seinem Weg nach Norden immer wieder Äste ab, die nach Süden abbiegen und sich mit dem EGC verbin-

JULY.

PUBLISHED BY THE DANISH METEOROLOGICAL INSTITUTE.



Abb. 1: (Auf der gegenüberliegenden Seite)

Das Nordpolarmeer und seine Verbindungen mit dem Pazifik (A) und dem Atlantik (B,C,D). A: Beringstraße, B: Davisstraße, C: Framstraße, D: Barents-See. In den Gewässern um Grönland ist zugleich die Eissituation im Juli 1905 dargestellt. Die Eisverteilung in der Framstraße ist typisch für den Sommer: eisfreies Wasser im Ostteil, Eisrandzone von NNE nach SSW verlaufend, festes Packeis im Westteil, loses Eis und offene Polynya vor der grönländischen Küste (Pfeil). Karte aus: ANONYM 1905, verändert.

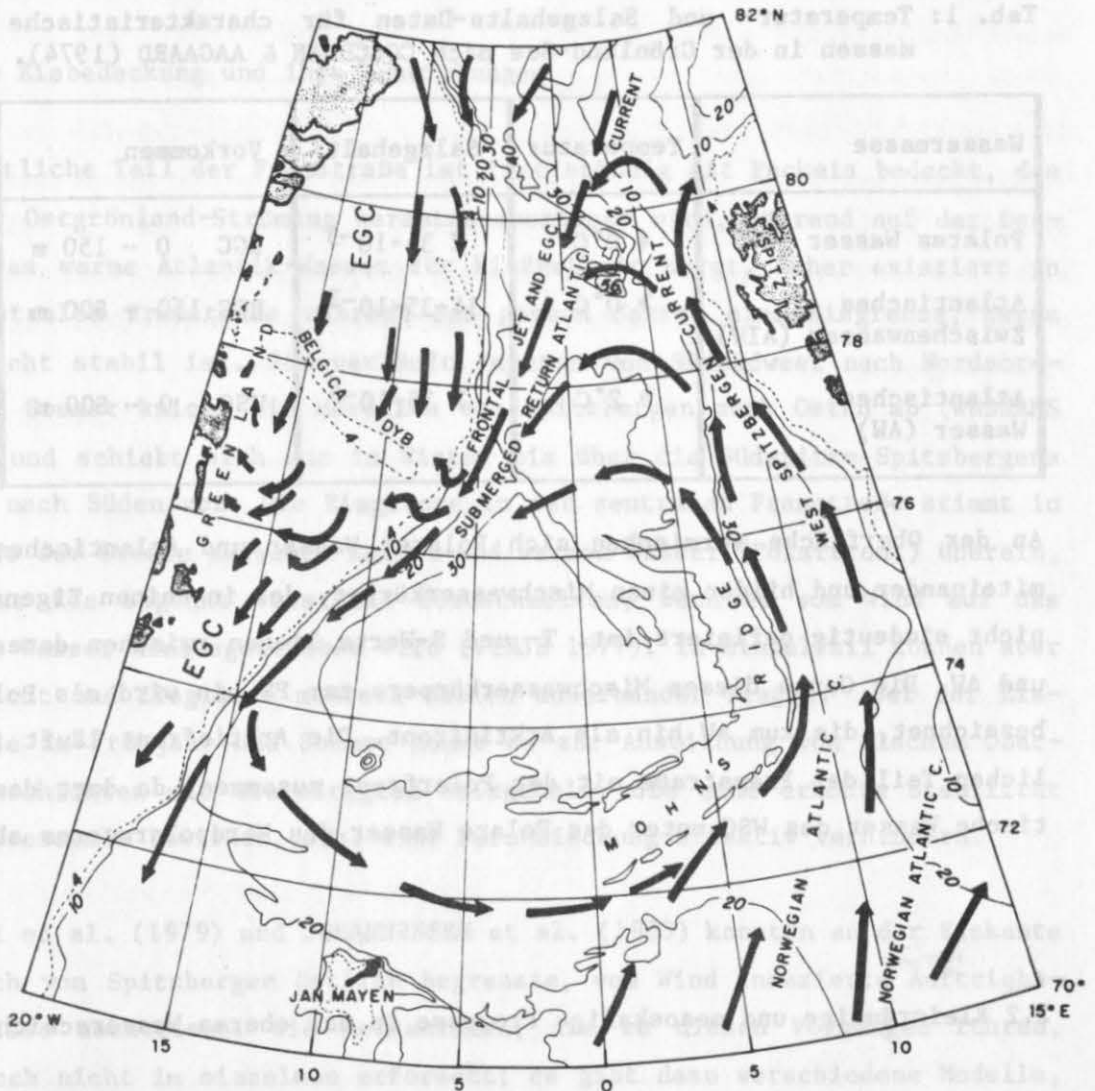


Abb. 2: Strömungsmuster in der Grönland-See. Der Westspitzbergen-Strom (WSC) fließt auf der Ostseite nach Norden und geht zum Teil in den Atlantischen Rückstrom (RAC) über. Dieser fließt parallel und teilweise unter dem Ostgrönland-Strom (EGC) im Westteil nach Süden. Karte aus PAQUETTE et al. (1985).

den. Diese Äste werden in ihrer Gesamtheit als Atlantischer Rückstrom (Return Atlantic Current = RAC) bezeichnet. Nach COACHMAN & AAGAARD (1974) hat der RAC ein beträchtliches Transportvolumen in der Größenordnung von 20 Sv, so daß zusammen mit EGC und WSC eine großräumige Zirkulation von Wassermassen in der Grönland-See entsteht. Diese Wassermassen werden in ihren Eigenschaften von verschiedenen Autoren auch unterschiedlich definiert. Einen recht umfassenden Überblick geben COACHMAN & AAGAARD (1974), so daß deren Angaben dieser Arbeit zugrundegelegt werden.

Tab. 1: Temperatur- und Salzgehalts-Daten für charakteristische Wassermassen in der Grönland-See nach COACHMAN & AAGAARD (1974).

Wassermasse	Temperatur	Salzgehalt	Vorkommen
Polares Wasser (PW)	≤ 0°C	≤ 34·10 ⁻³	EGC 0 - 150 m
Atlantisches Zwischenwasser (AIW)	› 0°C	34-35·10 ⁻³	EGC 150 - 800 m
Atlantisches Wasser (AW)	› 2°C	› 35·10 ⁻³	WSC 0 - 800 m

An der Oberfläche vermischen sich Polares Wasser und Atlantisches Wasser miteinander und bilden einen Mischwasserkörper, der in seinen Eigenschaften nicht eindeutig definiert ist. T- und S-Werte liegen zwischen denen für PW und AW. Die Grenze dieses Mischwasserkörpers zum PW hin wird als Polarfront bezeichnet, die zum AW hin als Arktisfront. Die Arktisfront läuft im nördlichen Teil der Framstraße mit der Polarfront zusammen, da dort das Atlantische Wasser des WSC unter das Polare Wasser des Nordpolarmeeres abtaucht.

2.2 Kleinräumige und mesoskalige Prozesse in der oberen Wasserschicht

Den oben beschriebenen großräumigen Prozessen überlagern sich nach neueren Erkenntnissen (CODISPOTI 1968, WADHAMS 1981, PAQUETTE et al. 1985) in Oberflächennähe kleinräumige und mesoskalige Prozesse. Diese finden in Skalen von einigen -zig Kilometern in der horizontalen und einigen -zig Metern in der vertikalen Ausdehnung statt. Bodentopographie und Eisbedeckung gestalten neben den Wetterbedingungen die hydrographischen Verhältnisse sehr variabel. So liegt fast ständig über dem Molloy-Tief bei 79°30'N und 2°E ein großer zyklonischer Wirbel, der in seinem Zentrum einen ständigen Auftrieb

von Wasser aus tieferen Schichten an die Oberfläche bedingt (WADHAMS & SQUIRE 1983, SMITH et al. 1984). Weitere zyklonische und antizyklonische Wirbel als Auf- bzw. Abtriebszonen wurden bei anderen Messungen festgestellt (VINJE 1977, JOHANNESSEN et al. 1983); diese sind jedoch nicht permanent. Sie sind häufig mit der Polarfront oder der Arktisfront assoziiert und bewirken dort eine Vermischung der sonst durch die Fronten recht stark getrennten Wasserkörper.

2.3 Die Eisbedeckung und ihre Auswirkungen

Der westliche Teil der Framstraße ist fast ständig mit Packeis bedeckt, das von der Ostgrönland-Strömung herantransportiert wird, während auf der Ostseite das warme Atlantik-Wasser für Eisfreiheit sorgt. Daher existiert in der zentralen Framstraße während des ganzen Jahres eine Eisgrenze, deren Lage recht stabil ist. Sie verläuft in etwa von Südsüdwest nach Nordnordost. Im Sommer knickt sie nördlich von Spitzbergen nach Osten ab (WADHAMS 1981) und schiebt sich nur im Winter bis über die Südspitze Spitzbergens hinaus nach Süden vor. Die Eisgrenze in der zentralen Framstraße stimmt in etwa mit der Grenze zwischen kaltem und warmem Wasser (Polarfront) überein, denn das Eis beginnt verstärkt abzuschmelzen, wenn es vom Wind auf das wärmere Wasser hinausgetrieben wird (VINJE 1977). Im Einzelfall können aber Polarfront und Eisgrenze mehrere Meilen auseinander liegen. Bei der Eisschmelze im Frühjahr und Sommer kommt es zur Ausbildung von flachen Oberflächenschichten mit erniedrigtem Salzgehalt, die eine erhöhte Stabilität der Wassersäule bewirken, d.h. eine Durchmischung effektiv verhindern.

BUCKLEY et al. (1979) und JOHANNESSEN et al. (1983) konnten an der Eiskante nördlich von Spitzbergen örtlich begrenzte, vom Wind induzierte Auftriebs-Ereignisse nachweisen. Die Mechanismen, die zu diesen Vorgängen führen, sind noch nicht im einzelnen erforscht; es gibt dazu verschiedene Modelle, die auf Grund unterschiedlicher Voraussetzungen zu entgegengesetzten Aussagen kommen (GAMMELSRØD et al. 1975, NIEBAUER 1982, RØED & O'BRIEN 1983). Wesentlich im Zusammenhang der vorliegenden Untersuchung ist jedoch, daß in der Framstraße Auftriebsvorgänge stattfinden, die Auswirkungen auf die Planktongemeinschaft haben. Zu solchen Auswirkungen zählen nach PARSONS et al. (1984) Zufuhr von Nährsalzen in die euphotische Zone, Anregung des Phytoplankton-Wachstums und erhöhte Sekundär- und Tertiär-Produktion.

Das Packeis enthält stets, auch im Winter, Polynyas (WADHAMS 1981). Das sind eisfreie Zonen, die von einigen Metern bis zu vielen Kilometern groß sein können. Da das Packeis ständig in Bewegung ist, unterliegen Polynyas starken Schwankungen in Größe und Lebensdauer. Auf dem ostgrönländischen Schelf entsteht jeden Sommer erneut eine große Polynya, die sich entlang der Küste erstreckt und über 100 km lang werden kann. Im Spätsommer gewinnt sie häufig an ihrem Südenende Anschluß an den offenen Nord-Atlantik (STRÜBING pers. Mitteilung). Ihre Entstehung ist vermutlich strömungs- und gezeitenbedingt (WADHAMS 1981) und wird durch Abschmelzen des Eises im Frühjahr und Sommer begünstigt.

Zusammengefaßt läßt sich die Framstraße im großskaligen Bereich durch den Westspitzbergen-Strom und den Ostgrönland-Strom sowie die Mischwassermasse zwischen beiden Strömungen charakterisieren. Im meso- und kleinskaligen Bereich sind Polynyas, mehr oder weniger langlebige Wirbel, Auf- und Abtriebsvorgänge an der Eiskante und Ausbildung von Wasserschichten durch Schmelzvorgänge oder an Fronten typisch.

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1 Probennahme

1983 und 1984 wurden an Bord des FS 'Polarstern' im Rahmen von MIZEX (Marginal Ice Zone Experiment) jeweils im Juni und Juli Zooplankton- und Wasserproben in der Framstraße zwischen 12°06'W und 10°27'E und zwischen 81°31'N und 78°23'N genommen. Die Lage der insgesamt 54 Stationen sowie die Zeitpunkte der Probennahmen sind in Tab. A im Anhang aufgeführt. Abb. 3 gibt einen Überblick über das Untersuchungsgebiet. Das Stationsnetz überspannte eisfreie und eisbedeckte Bereiche sowie die ostgrönländische Polynya.

Zooplankton wurde 1983 mit einem Nansennetz und einem Multinetz, 1984 mit einem Bongonetz (jeweils 100µm Maschenweite) aus den oberen 150 m gefangen. Die Netze waren mit einem geschlossenen Netzbecher ausgerüstet, so daß die Tiere möglichst unbeeinträchtigt an die Oberfläche gebracht werden konnten. In offenem Wasser oder großen Polynyas wurden stets Schräghols durchgeführt (außer mit dem Multinetz), bei Eisgang Vertikalhols, da sonst das Kabel durch die Eisschollen abgerissen worden wäre. Die Tiere wurden sofort nach dem Fang für Versuche verwendet.

Wasserproben zur Bestimmung von Chl a, POC und Partikelgrößen-Verteilung wurden mit einem 6·30-l-Wasserschöpfer mit Niskin-Flaschen aus 6 Standort-tiefen genommen (1983: 0, 20, 40, 80, 150 und 300 m; 1984: 0, 20, 40, 75, 100 und 200 m) und unmittelbar danach im Labor aufgearbeitet. Gelegentlich kamen Proben aus weiteren Tiefen hinzu.

3.2 Messung der Partikelgrößen-Spektren im Meerwasser

Auf 50 Stationen wurden die Partikelgrößen-Spektren im Meerwasser bestimmt. Dazu stand ein elektronisches Partikelzählgerät (Coulter Counter TA II) an Bord zur Verfügung. Der Coulter Counter teilt die gemessenen Partikel auf Grund ihres Volumens in 14 Größenklassen ein, so daß sich das durchschnittliche Volumen eines Partikels von einer zur nächsten Größenklasse verdoppelt. Unter der Annahme, daß alle Partikel kugelförmig sind,

FRAMSTRASSE ZWISCHEN GRÖNLAND UND SPITSBERGEN

Stereographische Projektion
Maßstab 1 : 3 500 000
(Hauptpunkt 79°00'N, 0°00'E)

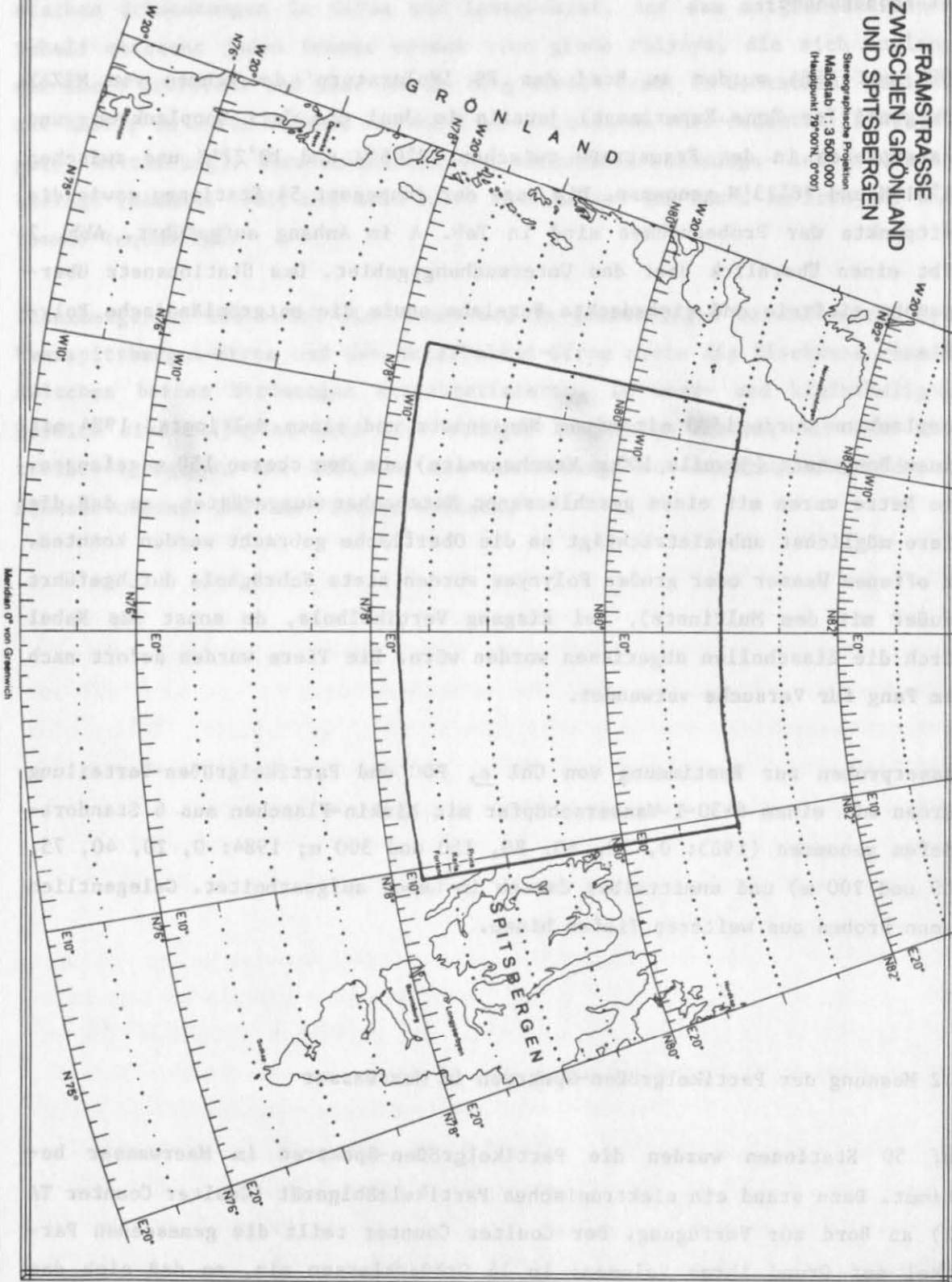


Abb. 3: (Auf der gegenüberliegenden Seite)

Die Framstraße zwischen Grönland und Spitzbergen. Das Untersuchungsgebiet zwischen 12°06'W und 10°27'E und 81°31'N und 78°23'N ist als Kasten markiert.

wird die Partikelgröße auch als Kugeldurchmesser angegeben ("equivalent spherical diameter").

Für die Messung wurde ein Zählrohr mit 100µm-Öffnung verwendet, so daß alle Partikel von 2 bis 45 µm Durchmesser erfaßt wurden. Jede Probe wurde durch 100µm-Gaze filtriert, um Zooplankton zu entfernen, und dann dreimal gemessen. Die Differenzen zwischen den einzelnen Meßwerten betrugen maximal 10% des Meßwertes. Die Ergebnisse wurden gemittelt und mit einem Seewasser-Blindwert korrigiert. In den oberen Kanälen wurden nur wenige große Partikel gezählt, und auch bei der mikroskopischen Zählung wurden nur vereinzelt größere Zellen gefunden. Daher erschien eine Erfassung von Partikeln größer als 45 µm nicht notwendig.

3.3 Experimente zur Nahrungsaufnahme

3.3.1 Versuchsdurchführung

Die Copepoden aus dem Nansen- bzw. Bongonetz wurden sofort nach dem Fang unter dem Binokular sortiert und in insgesamt 38 Versuchen wurden 229mal die Nahrungsaufnahme von Calanus spp. bestimmt. Folgende Arten und Stadien von Calanus spp. wurden jeweils getrennt in den Versuchen verwendet:

<u>Copepodit-Stadien IV</u>	<u>Copepodit-Stadien V</u>	<u>Adulte Weibchen</u>
C. hyperboreus CIV	C. hyperboreus CV	C. hyperboreus AF
	C. glacialis CV	C. glacialis AF
	C. finmarchicus CV	C. finmarchicus AF

Die Stufenfänge mit dem Multinetz wurden zur Messung des "community grazing" verwertet. Dabei wurden je nach Umfang des Fanges aus der Gesamtheit oder einer Unterprobe alle adulten und subadulten Copepoden einer Tiefenstufe aussortiert und gemeinsam inkubiert. Es wurde darauf geachtet, aktiv schwimmende und unverletzte Tiere auszuwählen, da nur solche Tiere ein natürliches Verhalten erwarten lassen. Beim Sortieren wurde das Seewasser mit den Tieren durch Kühlung mit Wassereis (von außen) auf in situ-

Temperatur gehalten. Für die Inkubation wurde Standortwasser aus den oberen 20 m (häufig 5 m und 20 m im Verhältnis 1:1 gemischt) mit natürlicher Partikel-Konzentration verwendet. Das Inkubationswasser wurde vor Gebrauch durch 100µm-Gaze filtriert, um große Partikel und Zooplankter, die gestört hätten, zu entfernen. Die Inkubation erfolgte in 1,2-l-Glasflaschen im Rotations-Inkubator oder in 100ml-Flaschen ohne Rotation. Die Inkubationsdauer betrug 1983 zwischen 17 h und 29 h. 1984 wurde die Inkubationsdauer auf ca. 6 h reduziert, da wegen der schnelleren Abfolge der Stationen die Proben schneller aufgearbeitet werden mußten. Die Abnahme der Partikel-Konzentration während des Versuchs betrug in der Regel weniger als 40%, maximal 66%. Die Versuchstemperatur lag bei 2-5°C und wurde, soweit es die Leistungsfähigkeit der Klimakammer zuließ, der in situ-Temperatur angeglichen. In situ- und Versuchs-Temperaturen finden sich in Tabelle A des Anhangs. Zu Beginn und am Ende wurden bei allen Versuchs- und Kontrollflaschen die Partikel-Konzentrationen mit einem Coulter Counter TA II gemessen und parallel Utermöhl-Proben zur späteren Kontrolle des Phytoplankton-Artenspektrums in 1%igem Borax-gepuffertem Formol-Seewasser fixiert. Am Ende des Versuches wurden die Tiere abfiltriert und kurz mit aqua dest. gespült. Ein Teil wurde für die C/N-Bestimmungen eingefroren, der Rest für die mikroskopische Kontrolle in 4%igem Borax-gepuffertem Formol-Seewasser fixiert.

3.3.2 Aufarbeitung der Coulter Counter-Zählungen

In jeder Probe wurde, wie bereits in Kap. 3.2 beschrieben, dreimal das Partikel-Volumen mit einem 100µm-Zählrohr im Coulter Counter gemessen und die Ergebnisse gemittelt. Auf dieser Grundlage wurden im Rechenzentrum des IfM die Filtrations- und Ingestionsraten für jede Größenklasse und für die Gesamtprobe nach FROST (1972) berechnet. Bei dieser Rechenmethode wird angenommen, daß Zellwachstum und Wegfraß durch Copepoden jeweils exponentiell erfolgen. Die Gleichung für die Kontrollbehälter lautet daher:

$$C_2 = C_1 \cdot e^{k(t_2 - t_1)} \quad (1)$$

Für die Versuchsbehälter lautet die Gleichung:

$$C_2^* = C_1^* \cdot e^{(k-g)(t_2 - t_1)} \quad (2)$$

- C_1 = Algenkonzentration im Kontrollgefäß
zum Zeitpunkt t_1 in ($10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$)
- C_2 = Algenkonzentration im Kontrollgefäß
zum Zeitpunkt t_2 in ($10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$)
- C_1^* = Algenkonzentration im Versuchsgefäß
zum Zeitpunkt t_1 in ($10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$)
- C_2^* = Algenkonzentration im Versuchsgefäß
zum Zeitpunkt t_2 in ($10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$)
- $(t_2 - t_1)$ = Versuchsdauer (h)
- k = Wachstumskonstante der Algen (h^{-1})
- g = "grazing"-Koeffizient der Copepoden (h^{-1})

Aus Gleichung (1) ergibt sich:

$$k = \frac{1}{t_2 - t_1} \cdot \ln \frac{C_2}{C_1} \quad (3)$$

Aus Gleichung (2) ergibt sich:

$$g = k - \frac{1}{t_2 - t_1} \cdot \ln \frac{C_2^*}{C_1^*} \quad (4)$$

Daraus werden F , C_m und I berechnet:

$$F = \frac{V \cdot g}{N} \quad (5)$$

$$C_m = \frac{C_1^* \cdot (e^{(k-g)(t_2-t_1)} - 1)}{(k-g)(t_2-t_1)} \quad (6)$$

$$I_1 = F \cdot C_m \quad (7)$$

V = Volumen des Versuchsgefäßes (cm^3)

N = Anzahl der Copepoden im Versuchsgefäß

F = Filtrationsrate ($\text{cm}^3 \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)

I_1 = Ingestionsrate ($10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)

C_m = Mittlere Partikel-Konzentration ($10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$)

Die Filtrationsrate F gibt das Volumen des Wassers an, das von dem Tier von partikulärem Material befreit wurde. Die Ingestionsrate I_1 gibt die Volumensumme an, die die vom Tier gefressenen Partikel hatten.

Aus der Volumen-Ingestion wurde die Kohlenstoff-Ingestion berechnet, indem für jede Station ein Umrechnungsfaktor f von Volumen des partikulären Materials in Kohlenstoff-Gehalt des partikulären Materials berechnet wurde

(siehe Tabelle C im Anhang). Dafür wurden die Daten aus den oberen 20 m der Wassersäule herangezogen (in der Regel 5 m und 20 m) und gemittelt, da das Inkubationsmedium auch ein Wassergemisch aus den oberen 20 m darstellte. Alle Kohlenstoff-Werte von 1984 wurden von R. Gradinger in einem Perkin-Elmer CN-Analysator gemessen. Für 1983 wurde der Kohlenstoffgehalt als 50% der organischen Substanz angenommen (LENZ 1974), deren Menge durch Veraschung ermittelt worden war. Alle in dieser Arbeit benutzten Parameter sind mit ihren Einheiten im Anhang noch einmal zusammengefaßt. Dabei ist gegebenenfalls auch die Herkunft der Kohlenstoffwerte erklärt.

$$I_2 = I_1 \cdot f \cdot 24 \cdot 10^3 \quad (8)$$

I_2 = Ingestionsrate ($\mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)

f = Umrechnungsfaktor von Volumen in
Kohlenstoff ($\text{mgC} \cdot \text{mm}^{-3}$)

Zum Schluß wurde unter Hinzusetzung des Kohlenstoff-Gewichts der Tiere die Ingestionsrate in % Körper-Kohlenstoff pro Tag ausgedrückt.

$$I_3 = \frac{I_2}{W} \cdot 100 \quad (9)$$

I_3 = Ingestionsrate (% Körper-C $\cdot \text{d}^{-1}$)

W = Körpergewicht der Copepoden ($\mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1}$)

3.3.3. Mathematische Weiterverarbeitung der Ingestionsdaten

Mit Hilfe der Meßergebnisse zur Ingestion von Calanus spp. wurde berechnet, wieviel die Tiere von der Phytoplankton-Biomasse und der täglichen Primär-Produktion wegfressen. Zu diesem Zweck wurden Rohdaten anderer Forschergruppen, die mit uns während MIZEX 84 zusammengearbeitet hatten, herangezogen und entsprechend aufgearbeitet. Primär-Produktion wurde von W.O. Smith, University of Tennessee, und M.E.M. Baumann, Technische Hochschule Aachen, gemessen, Zooplankton-Artenverteilung von S.L. Smith, P.V.Z. Lane und E.M. Schwarting, Brookhaven National Laboratory, und Partikulärer Organischer Kohlenstoff von J. Lenz, K.-G. Barthel und R. Gradinger, Institut für Meereskunde, Kiel. Es existieren nicht für alle der von mir bearbeiteten

ten Stationen Informationen zur Zooplankton-Artenverteilung; in zwei Fällen konnten allerdings die Daten naher Nachbarstationen mit gleicher hydrographischer Situation übernommen werden. Die Zooplanktondichte wurde pro m² Oberfläche aus Gründen der Vereinheitlichung für die oberen 100 m der Wassersäule berechnet, obwohl die inkubierten Tiere aus der Schicht 0 - 150 m stammten. Auf einigen Stationen waren die Fänge nicht bis 150 m Tiefe durchgeführt worden. Es wurde angenommen, daß die Tiere alle freßaktiv waren. Dieser Punkt wird in Kap. 5.1 ausführlich diskutiert.

Die Primär-Produktion wurde von W.O. Smith für die gesamte euphotische Zone, d.h. bis zur 1%-Lichttiefe, gemessen, von M.E.M. Baumann nur bis zur 16%-Lichttiefe. Daher wurden, wenn möglich, die Werte von W.O. Smith verwendet. Nur wenn er keine Messungen durchgeführt hatte, wurden die Werte von M.E.M. Baumann herangezogen. Sie lagen im Durchschnitt um den Faktor 3,42 ($s_x=2,31$, $n=18$) niedriger und wurden von mir daher entsprechend auf die euphotische Tiefe umgerechnet. Bei der Berechnung des Wegfraßes an der Primär-Produktion wurde angenommen, daß die Primär-Produktion nur in der euphotischen Zone stattfindet. Die gemessene Primär-Produktion ist nach Mitteilung von W.O. Smith die potentielle Primär-Produktion, da der Beschattungseffekt der Eisbedeckung nicht berücksichtigt wurde. Daher dürfte die gemessene Primär-Produktion höher als die tatsächliche in situ liegen. Die Lichttiefe im Wasser wurde neben dem Schiff in einem eisschollenfreien Bereich mit Hilfe einer Secchi-Scheibe gemessen. Die Tiefe (m), in der die Secchi-Scheibe gerade noch sichtbar war, multipliziert mit dem Faktor 2,7, wurde als 1%-Lichttiefe angenommen (PARSONS et al. 1984).

Die Berechnungen erfolgten nach folgenden Formeln:

$$I_4 = I_2 \cdot D \quad (10)$$

$$\frac{I_4 \cdot 100}{PP} = \text{Wegfraß an Primär-Produktion (\%)} \quad (11)$$

$$\frac{I_4}{POC \cdot 10000} = \text{Wegfraß an POC pro Tag (\%)} \quad (12)$$

I_2 = Ingestionsrate ($\mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)

I_4 = Ingestionsrate ($\mu\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) (0-100 m integriert)

D = Zooplankton-Dichte ($\text{Tiere} \cdot \text{m}^{-2}$) (0-100 m integriert)

PP = Primär-Produktion ($\mu\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) (Euphotische Zone integriert)

POC = Partikulärer Organischer Kohlenstoff ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) (0-40 m integriert)

3.3.4 Aufarbeitung der Utermöhl-Proben

48 mikroskopische Proben aus den Fütterungsversuchen wurden nach der Expedition im Labor mit Hilfe eines Umkehrmikroskops ausgezählt (UTERMÖHL 1931, 1958). Ich ließ 50 ml der Probe 48 h lang absedimentieren und zählte dann den gesamten Boden aus. Kam eine Art sehr häufig vor, wurde nur ein Teil des Bodens ausgezählt. Zur Berechnung von Filtrationsraten nach FROST (1972) wurden nur solche Arten oder Gruppen berücksichtigt, die mindestens 30 Individuen pro 50 ml aufwiesen.

Im Wesentlichen wurden vier große Gruppen in den Proben angetroffen: Diatomeen, Dinoflagellaten, Flagellaten und Ciliaten. Dinoflagellaten und Flagellaten wurden nur in Größenklassen eingeteilt, Ciliaten soweit wie möglich nach Art bestimmt und ansonsten nach Größenklasse sortiert. Diatomeen wurden bis zur Gattung oder Art bestimmt und gegebenenfalls innerhalb der Art in Größenklassen eingeteilt.

Zellzahlen wurden in Kohlenstoff-Werte umgerechnet unter Benutzung entsprechender Faktoren nach SMETACEK (1975), die ihrerseits auf den von STRATHMANN (1967) vorgeschlagenen Werten basieren. Filtrations- und Ingestionsraten wurden nach FROST (1972) berechnet. Da die Kohlenstoffberechnung auf einer anderen Grundlage beruht als in Kap. 3.3.3, wurde die Ingestionsrate zur Unterscheidung mit I_{2a} ($\mu\text{gC}\cdot\text{Tier}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) anstatt I_2 ($\mu\text{gC}\cdot\text{Tier}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$) bezeichnet.

3.4 Untersuchung der Kotballen

3.4.1 Versuchsdurchführung

Um genügend Kotballen für spätere Untersuchungen im Labor zu gewinnen, wurden 1984 auf insgesamt 19 Stationen Copepoden getrennt von den Freßversuchen inkubiert und Faeces gesammelt. Die Tiere wurden auf die gleiche Weise gefangen und sortiert wie für die Freßversuche und auch in der gleichen

Wassermischung inkubiert. Die Inkubationsbehälter bestanden aus 3-l-Polypropylenflaschen, die mit abgeschnittenem Boden umgekehrt in einem Gestell aufgehängt waren (Abb. 4). Die nun unten befindliche ehemalige Flaschenöffnung war durch einen Gummistopfen mit Kükenhahn verschlossen. In der Flasche saß ein zylindrischer Einsatz, der oben offen und unten mit einer 300µm-Gaze versehen war. Darin befanden sich die Tiere, so daß die Kotballen durch die Gaze in den unteren konischen Teil absinken konnten und somit von den Tieren nicht noch einmal gefressen werden konnten. Nach 24 h wurden die Kotballen durch den Kükenhahn abgezapft, unter dem Binokular sortiert und in filtriertem Seewasser gewaschen. Danach wurden sie für die Raster-Elektronen-Mikroskopie in Formol fixiert. Die Tiere wurden abfiltriert, gezählt und in 4%igem, Borax-gepuffertem Formol konserviert.



Abb. 4: Copepoden-Inkubator zum Sammeln von Kotballen, mit Kükenhahn am unteren Ende zum Ablassen der sedimentierten Kotballen. Jede Flasche hat einen PVC-Einsatz mit Gaze-Boden (300 µm). Die Tiere befinden sich in dem Einsatz. Die Kotballen sinken durch die Gaze in den unteren konischen Teil der Flasche und können dann nicht mehr re-ingestiert werden.

3.4.2 Aufarbeitung der Proben

Für die Untersuchungen im Raster-Elektronen-Mikroskop (REM) wurden die Kotballen nochmals unter dem Binokular vereinzelt, um sie in filtriertem Seewasser waschen zu können, dann auf Zellulose-Acetat-Filtern angereichert und kurz mit destilliertem Wasser gespült. Die Kotballen wurden am Ende mit einer Präpariernadel geöffnet, um den Inhalt sichtbar zu machen. Anschließend wurden die Filter 1 h bei 60°C getrocknet, auf Objekthalter geklebt, bedampft und im REM untersucht.

Normalerweise wird für die REM-Technik aus Gründen der Objektschonung entweder die Kritische-Punkt-Trocknung oder die Gefriertrocknung angewandt. Bei der normalen Trocknung besteht für empfindliche Objekte (Bakterien usw.) auf Grund der hohen Oberflächenspannung des Wassers die Gefahr, daß sie kollabieren oder zerstört werden. Da ich es jedoch mit stabilen Objekten, nämlich Schalen und Schalenbruchstücken von Diatomeen und Dinoflagellaten, zu tun hatte und gerade daran interessiert war, die peritrophische Membran aufzubrechen, um den Inhalt der Kotballen zu untersuchen, wählte ich, wie beschrieben, die normale Trocknungsart.

3.5 Messung des Lipid-Gehaltes

Die Tiere wurden direkt nach dem Fang nach Art und Stadium sortiert und bei -18°C lebend eingefroren. Teilweise wurden auch Tiere aus den oben beschriebenen Versuchen verwendet. Im Labor wurden die Tiere gefriergetrocknet, anschließend in einem 2:1 Chloroform-Methanol-Gemisch extrahiert und 6 min im Ultraschallgerät zerkleinert. Nach dem Ausschütteln der Proben mit 0,02%iger CaCl_2 -Lösung und anschließender Zentrifugation wurden sie über Nacht tiefgefroren gelagert. Morgens wurde die obere Phase (Wasser und Methanol) abgesaugt und je nach vorhandener Konzentration der Lipide 10, 20, 50 oder 100 μl im Vakuum-Exsikkator bei 50°C eingedampft. Nach Zugabe von 0,2 ml konzentrierter H_2SO_4 blieb die Probe 15 min bei 100°C im Thermoblock und wurde dann mit 5 ml Vanillin-Reagenz (4 Teile H_3PO_4 konz. p.A. ($d = 1,7$) + 1 Teil 0,6%ige Vanillinlösung) versetzt. Nach 30-50 min erfolgte die Messung bei 530 nm im Photometer. Insgesamt wurden 66 Lipidanalysen durchgeführt. Neben den Proben wurden 6 Blindwerte und 3 Standards (Linolsäure) zur Eichung gemessen (ZÖLLNER & KIRSCH 1962).

4. ERGEBNISSE

4.1 Klassifizierung der Stationen

Zur Auswertung der Daten wurden die Stationen anhand der vorgefundenen Wassermassen-Verteilung in Oberflächennähe in fünf Kategorien eingeteilt (Tab. 2, Abb. 5). Grundlage dafür waren die Wassermassen-Definitionen von COACHMAN & AAGAARD (1974). Die Stationen 18 bis 75 wurden 1983 beprobt, die Stationen 157 bis 308 im Jahre 1984.

Tab. 2: MIZEX 83 und 84. Zuordnung der Stationen zu charakteristischen Wassermassen. Erklärung siehe Text.

	Stationsgruppe				
	A 2	A 1	B 1	B 2	B 3
S t a t i o n s n u m m e r	60	64	18	37	31
	245	157	24	58	70
	296/1	158	67	174	75
	296/2	164	182	178	190
	297	229	198	185	203
	298	232	214	188	275
		239	223	201	287
		253	226	224	288
		271	260	225	
		272	264	277	
		273	280	294	
		283	291		
		299	304		
		300	308		
		302			

A : EGC-Stationen

Die Stationen lagen im Ostgrönland-Strom (EGC), und es existierte eine Deckschicht von Polarem Wasser ($T \leq 0^{\circ}\text{C}$; $30,0 \cdot 10^{-3} \leq S \leq 34,0 \cdot 10^{-3}$) von mindestens 75 m Dicke.

A1: EGC-Stationen s. str.

Die Stationen wiesen einen hohen Grad von Eisbedeckung auf. Die Oberflächentemperatur lag unter $-1,4^{\circ}\text{C}$, der Salzgehalt über $31,9 \cdot 10^{-3}$ an der Oberfläche.

A2: Polynya-Stationen

Die Stationen wiesen auf Grund ihrer Lage in oder an der ostgrön-

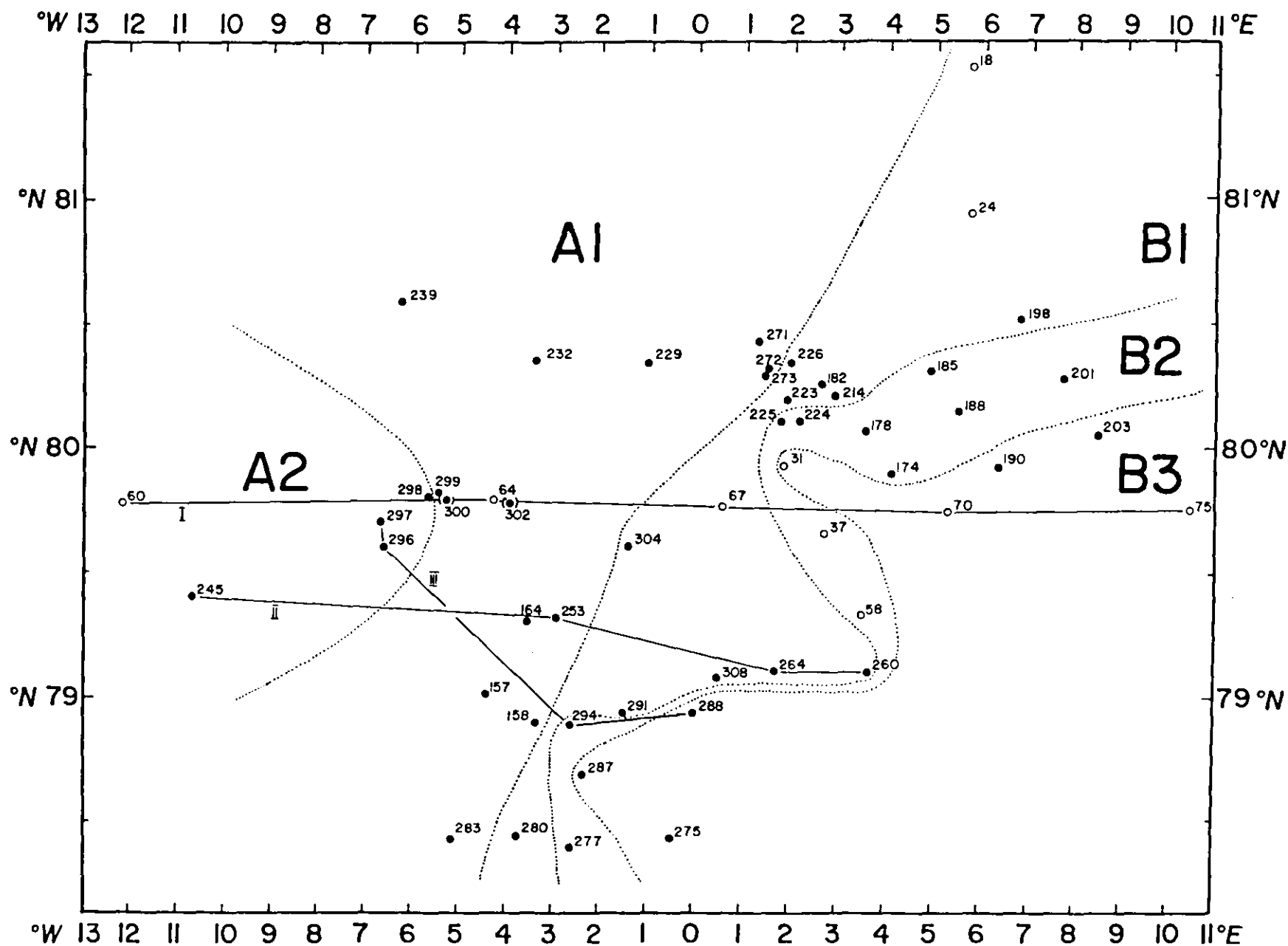


Abb. 5: (Auf der gegenüberliegenden Seite)

MIZEX-Untersuchungs-Gebiet mit Lage der Stationen. Stationen 18-75 (offene Kreise) aus dem Jahr 1983, Stationen 157-308 (Punkte) aus dem Jahr 1984. Die Stationen wurden auf Grund der hydrographischen Verhältnisse in fünf Stationsgruppen (A1, A2, B1, B2, B3) eingeteilt. Lage der Schnitte I (Stationen 60, 64, 67, 70, 75), II (Stationen 245, 253, 264, 260) und III (Stationen) 297, 296, 294, 288) zur Darstellung ausgewählter biologischer Parameter.

ländischen Polynya besondere Temperaturen und Salzgehalte an der Oberfläche auf ($T > -1,4^{\circ}\text{C}$; $S < 31,9 \cdot 10^{-3}$).

B : Eisrand-Stationen

Alle B-Stationen lagen innerhalb der Eisrandzone. Da der Eisrand häufig sehr diffus war und nicht notwendigerweise mit der Polarfront übereinstimmte, erfolgte eine weitere Unterteilung anhand der Oberflächentemperatur T_0 .

B1: $T_0 < 0^{\circ}\text{C}$

B2: $0^{\circ}\text{C} < T_0 < 2^{\circ}\text{C}$

B3: $T_0 > 2^{\circ}\text{C}$

4.2 Die partikuläre Substanz im Meerwasser

Die partikuläre Substanz im Untersuchungsgebiet war sehr unterschiedlich verteilt. Zwischen den Proben mit der geringsten und der höchsten Konzentration in einer Tiefenstufe lagen bis zu 2 Größenordnungen. Auch in der vertikalen Auflösung der Partikelgrößen-Verteilung ergaben sich große Unterschiede. Daher werden diese Punkte getrennt behandelt.

4.2.1 Vertikal-Verteilung

Die Werte schwankten je nach Wassertiefe und Station zwischen 0 und 1953 mm^3 Substanz pro m^3 Wasser. Die höchsten Konzentrationen wurden stets in den oberen 20 m der Wassersäule gemessen. Darunter nahmen die Werte deutlich ab und betrugen in 200 m Tiefe häufig nur noch einen Bruchteil der Oberflächenwerte. War allerdings die Oberflächenschicht schon sehr arm an Seston, so war die Abnahme nicht so ausgeprägt (Tabelle B im Anhang). In

Tab. 3 sind die Ergebnisse zusammengefaßt; sie zeigt, daß absolute Werte und Schwankungsbreite in Oberflächennähe deutlich höher waren als in der Tiefe. Eine exemplarische Darstellung findet sich in den Abb. 7 bis 9 in Kap. 4.2.3.

Tab. 3: MIZEX 83 und 84. Zusammenfassung der Daten des Partikelvolumens in der Framstraße je Tiefenstufe der Probennahme a) während MIZEX 83 und b) während MIZEX 84. Schwankungsbereich, Mittelwert und Standardabweichung in ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) angegeben.

a)

Tiefe (m)	Anzahl der Messungen	Schwankungsbereich	Mittelwert	Standardabweichung
5	10	79 - 1805	702	513
20	9	71 - 1282	533	453
40	9	31 - 423	159	141
80	8	13 - 318	119	106
150	8	6 - 73	46	23
300	7	0 - 101	40	29

b)

Tiefe (m)	Anzahl der Messungen	Schwankungsbereich	Mittelwert	Standardabweichung
5	40	15 - 1554	451	382
20	39	9 - 1953	391	386
40	36	0 - 619	156	160
75	38	0 - 753	88	124
100	37	0 - 167	54	42
200	29	0 - 106	25	27

4.2.2 Horizontal-Verteilung

Um die Horizontal-Verteilung im Untersuchungsgebiet für das Jahr 1984 zu charakterisieren, wurden integrierte Werte für die oberen 40 m berechnet und in Abb. 6 dargestellt. Man kann deutlich erkennen, daß die Konzentrationen im östlichen Teil der Framstraße hoch, im westlichen Teil mit Ausnahme der Stationen 245, 296 und 297 niedrig waren. Sortiert man die Ergebnisse nach Wassermassen, wie in Kap. 2 beschrieben, und bildet die Mittelwerte jeder Gruppe, zeigen sich signifikante Unterschiede (Tab. 4).

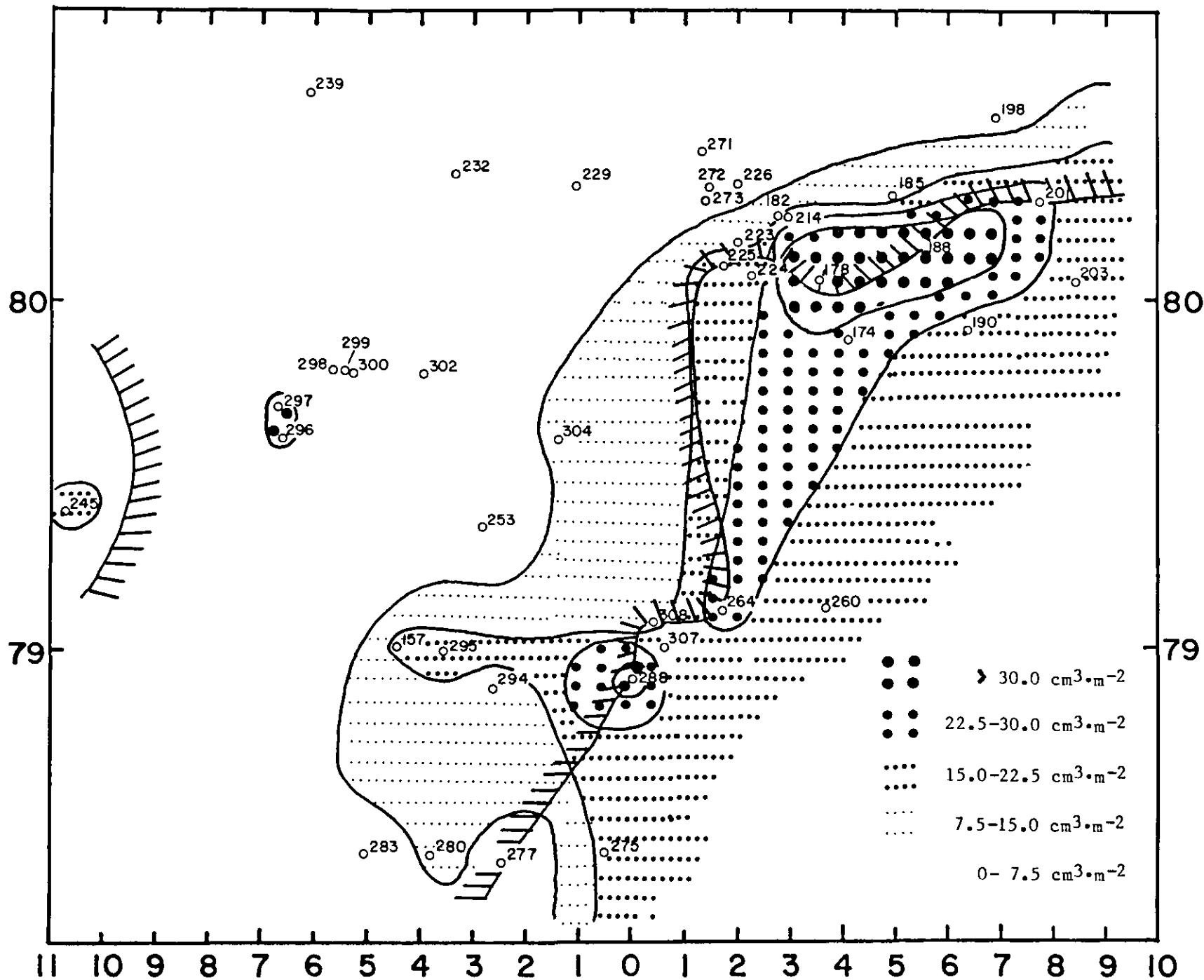


Abb. 6: (Auf der vorhergehenden Seite)

Integriertes Partikel-Volumen (0-40 m) während MIZEX 84. Die höchsten Partikel-Konzentrationen wurden im Eisrandbereich und in der Polynya gefunden. Die Lage der Eisrandzone und der Polynya sind auf der Karte markiert.

Tab. 4: MIZEX 84. Mittelwerte \bar{x} , Standardabweichungen s_x und Anzahl der Messungen n der partikulären Substanz (0-40 m integriert) ($\text{cm}^3 \cdot \text{m}^{-2}$) für jede Stationsgruppe und Irrtumswahrscheinlichkeit p für Unterschiede zwischen benachbarten Gruppen (U-Test, SACHS 1984).

	A 2	A 1	B 1	B 2	B 3
\bar{x}	24,7	3,5	11,6	23,1	21,3
s_x	11,5	3,9	6,1	11,8	7,4
n	5	12	9	9	4
p	0,001	0,001	0,01	0,05	

Obwohl A1 und A2 beide im EGC lagen und sich hydrographisch sehr ähnelten, wiesen sie starke Unterschiede im Gehalt an partikulärer Substanz auf. Fast ebenso groß waren die Unterschiede zwischen A1 und den Eisrandgruppen B1-B3, während die Unterschiede innerhalb des Eisrand-Bereiches weniger stark (B1/B2) oder gar nicht signifikant waren (B2/B3).

Vergleicht man diese Verteilung mit der Eisbedeckung (Abb. 6), stellt man fest, daß die höchsten Konzentrationen im Eisrandbereich gefunden wurden, während in eisbedeckten Gebieten die Werte sehr niedrig waren. Station 245, gelegen in der sommerlichen ostgrönländischen Polynya, war ebenfalls eisfrei. Auf Stationen 296 und 297 wurde zwar eine hohe Eisbedeckung von 6-9/10 gefunden; diese Stationen lagen jedoch auf dem grönländischen Schelf und in der Nähe der ostgrönländischen Polynya, so daß man annehmen kann, daß diese Stationen einige Tage zuvor noch vom Wasser der Polynya beeinflusst waren. Die hohen Meßwerte für partikuläre Substanz hier entsprechen hohen Chl a- und POC-Werten (GRADINGER 1986).

4.2.3 Größen-Häufigkeits-Verteilung

Auch in der Partikelgrößen-Verteilung wurden 1984 deutliche Unterschiede zwischen Polarwasser-Stationen und Atlantikwasser-Stationen festgestellt. Im Polarwasser lag das Maximum des Partikel-Volumens zwischen 11 und 14 μm Partikel-Durchmesser; kleinere Partikel waren hier kaum zu finden. Im Atlantischen Wasser waren die Größenklassen 4-7 μm am stärksten vertreten; aber es gab auch größere Partikel bis 45 μm hinauf. Um diese Unterschiede zu verdeutlichen, sind exemplarisch für 2 Schnitte die Partikelgrößen-Verteilungen in Abb. 7 und 8 dargestellt. Beide Schnitte reichen vom Polaren Wasser bis zur Eiskante bzw. darüber hinaus. Ferner zeigen die Abbildungen die schon oben erwähnten niedrigen Partikel-Konzentrationen bei Eisbedeckung (Stationen 253 und 294).

Während MIZEX 83 waren die Verhältnisse im Prinzip ähnlich, mit hohen Konzentrationen im Eisrandbereich und geringer Biomasse unter dem Eis. Station 60 machte aber eine Ausnahme: Obwohl in der ostgrönländischen Polynya gelegen, fand sich dort eine recht geringe Partikel-Konzentration. Auch die Partikelgrößen-Verteilung war anders als im darauffolgenden Jahr. Im Vergleich von Station 60 mit den Stationen 64, 67, 70 und 75 des Framstraßen-Querschnitts zeigten sich keine grundlegenden Unterschiede zu der dortigen Partikelgrößen-Verteilung (Abb. 9).

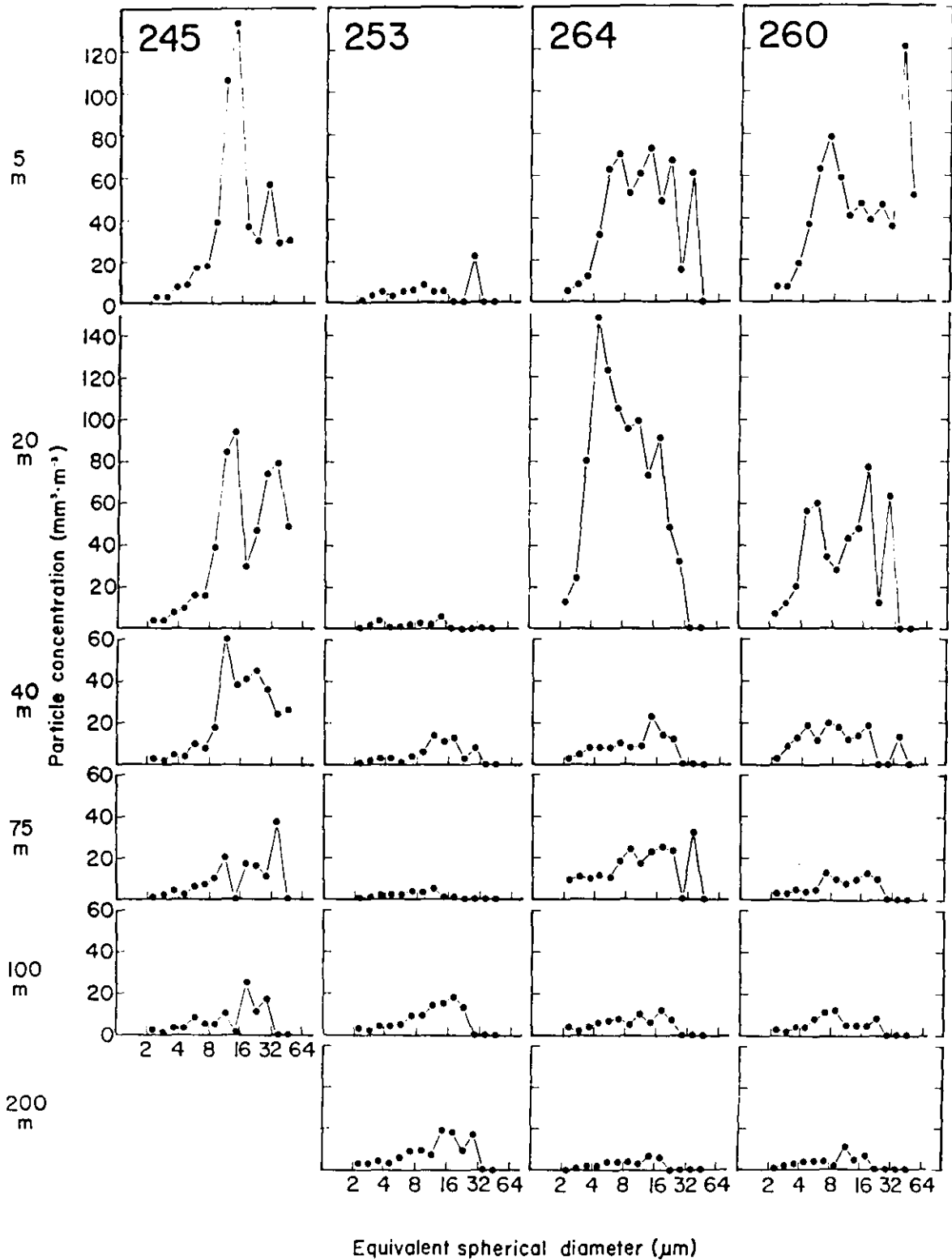


Abb. 7: Partikel-Konzentration in einzelnen Größenklassen in sechs Tiefen auf Schnitt II (MIZEX 84). Hohe Konzentrationen in Polynya (245) und Eisrandbereich (264, 260) in den oberen 40 m, niedrige Konzentrationen unter dem Packeis (253). In der Polynya gibt es im Gegensatz zur MIZ nur wenige kleine Partikel.

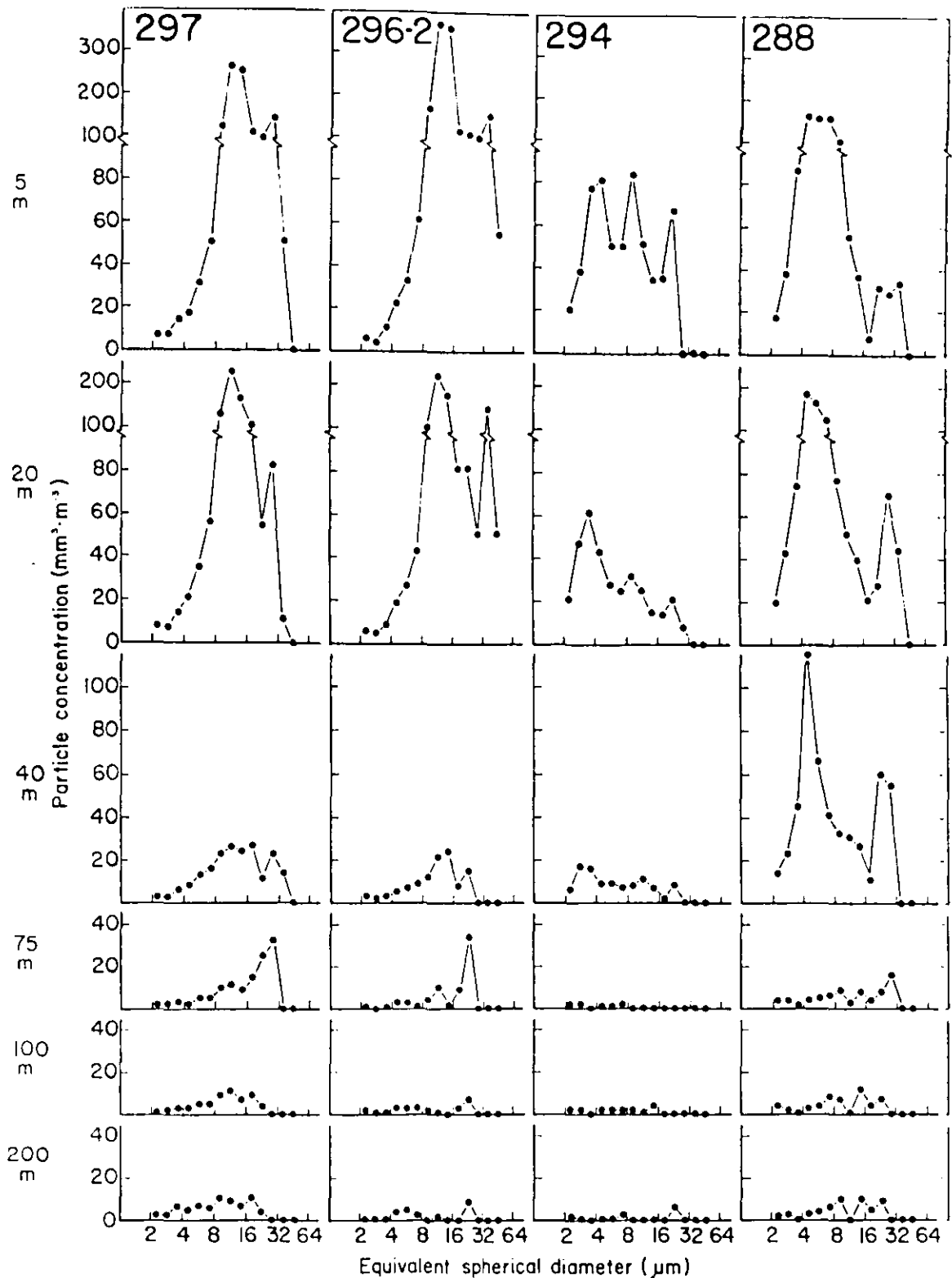


Abb. 8: Partikel-Konzentration in einzelnen Größenklassen in sechs Tiefen auf Schnitt III (MIZEX 84). Hohe Konzentrationen in Polynya (297, 296-2) und Eisrandbereich (288) in den oberen 40 m; deutlich niedrigere Konzentrationen unter dem Packeis (294). In den Tiefen 5 m und 20 m weist die Ordinate einen Wechsel in der Skala auf! In der Polynya gibt es im Gegensatz zur MIZ nur wenige kleine Partikel.

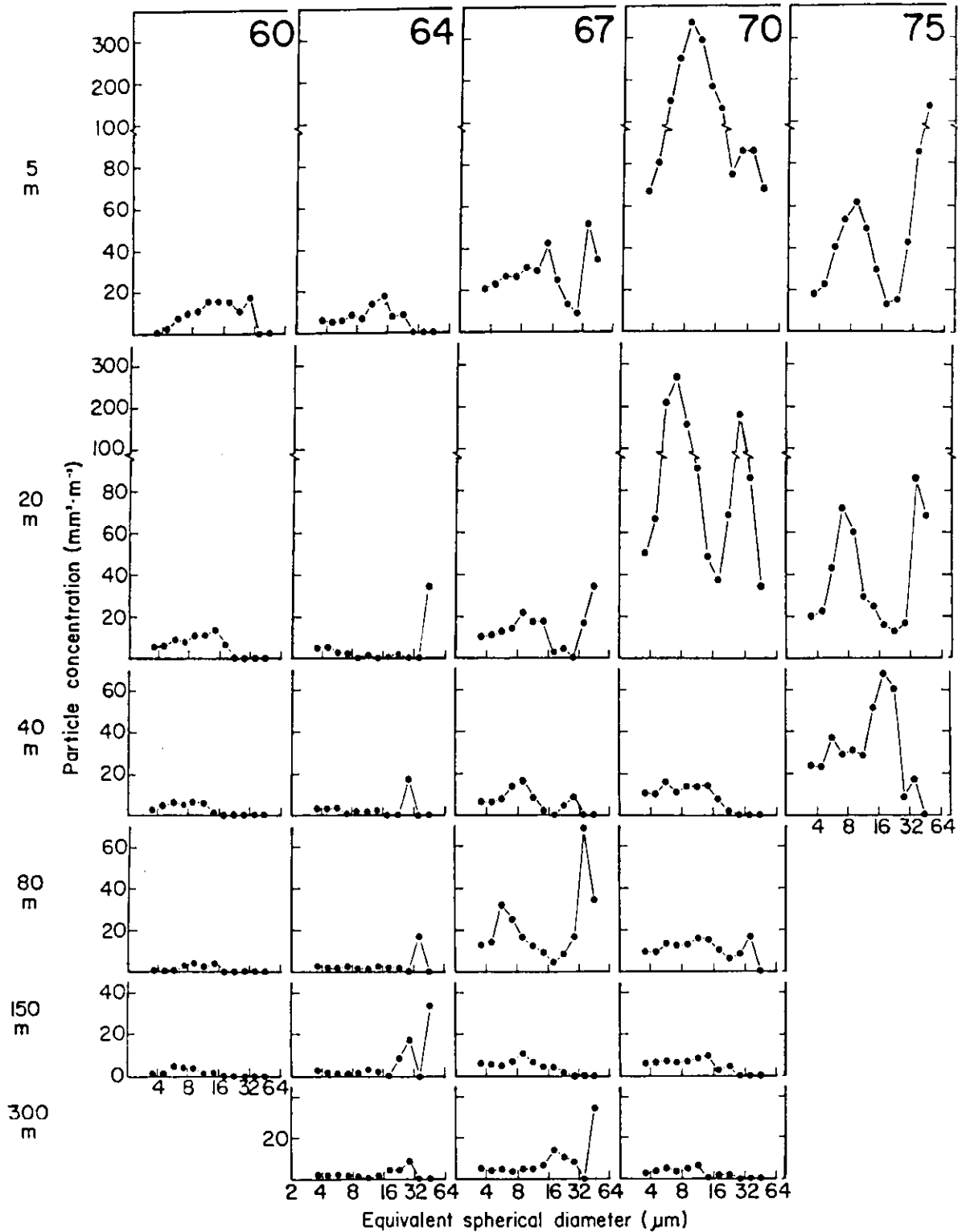


Abb. 9: Partikel-Konzentration in einzelnen Größenklassen in sechs Tiefen auf Schnitt I (MIZEX 83). Hohe Konzentrationen nur im offenen Wasser (70, 75) in den oberen 40 m. Niedrige Konzentrationen in der Polynya (60), unter dem Packeis (64) und in der MIZ (67). In den Tiefen 5 m und 20 m weist die Ordinate einen Wechsel in der Skala auf!

4.3 Die Nahrungsaufnahme der Calanus-Arten

Während MIZEX 83 und 84 wurde auf 38 Stationen insgesamt 230mal die Nahrungsaufnahme von Calanus spp. gemessen. Die Ergebnisse werden in zwei Blöcken präsentiert. Zunächst wird anhand der mit dem Coulter Counter erarbeiteten Daten die Beziehung zwischen Nahrungsaufnahme und Nahrungsangebot behandelt; dann folgt auf der Grundlage mikroskopischer Zählungen ein Vergleich zweier Framstraßen-Schnitte aus den Jahren 1983 und 1984.

4.3.1 Gesamtbetrachtung des Untersuchungsgebietes

Die Nahrungsverhältnisse im Untersuchungsgebiet waren für Calanus spp. sowohl in quantitativer wie qualitativer Hinsicht je nach Region sehr unterschiedlich. Wie in den nächsten beiden Abschnitten dargelegt wird, hatte das zwar Auswirkungen auf die Gesamt-Ingestionsrate, nicht jedoch auf die Nahrungsselektion innerhalb des vorgefundenen Größenspektrums.

4.3.1.1 Nahrungsaufnahme in Abhängigkeit vom Gesamt-Nahrungsangebot

Die gewichtsspezifischen Ingestionsraten und mittleren Kohlenstoff-Konzentrationen aus den Fütterungsversuchen sind in der nachfolgenden Tab. 5 aufgeführt.

Tab. 5: MIZEX 83 und 84: Ingestionsraten I_3 (% Körper- $C \cdot d^{-1}$) und mittlere Kohlenstoff-Konzentrationen C_m ($\mu g C \cdot dm^{-3}$) aus den Fütterungsversuchen; a) Calanus finmarchicus CV und AF; b) Calanus glacialis CV und AF; c) Calanus hyperboreus CIV, CV und AF; d) Copepodit-Stadien. Die Kohlenstoffwerte beruhen auf der Umrechnung von Volumen (Coulter Counter) in Kohlenstoff-Gehalt.

a) C. finmarchicus

Station	<u>C. finmarchicus</u> CV		<u>C. finmarchicus</u> AF	
	I_3	C_m	I_3	C_m
58	-	-	6,9	289
67	-	-	2,5	110
174	0,6	103	2,1	93
178	0,7	251	5,3	240
190	0,5	166	-	-
214	1,3	139	2,8	131
223	0,4	67	0,9	62
224	1,6	145	3,2	153
225	5,2	354	4,5	345
229	0	73	0	64
245	0,8	113	2,4	110
253	0	141	0	109
260	0,5	124	0,7	112
264	1,0	261	0,6	281
275	0,2	75	0,3	72
277	0	57	0	81
283	-	-	0,2	47
287	0,2	405	0,4	330
288	1,3	319	3,3	287
291	0,5	88	0	129
294	0,6	184	0,6	185
296	0,4	205	0,9	156
297	0,1	121	0,1	115
298	0,1	124	-	-
304	0	102	0	109

b) C. glacialis

Station	<u>C. glacialis</u> CV		<u>C. glacialis</u> AF	
	I ₃	C _m	I ₃	C _m
60	-	-	0,2	224
64	-	-	0	120
229	-	-	0	60
245	0,9	113	-	-
253	0	195	0	151
296	0,3	203	0	255
298	0,4	103	0	231

c) C. hyperboreus

Station	<u>C. hyperboreus</u> CIV		<u>C. hyperboreus</u> CV		<u>C. hyperboreus</u> AF	
	I ₃	C _m	I ₃	C _m	I ₃	C _m
18	-	-	2,2	311	1,4	311
24	-	-	0	335	0	362
31	-	-	0,5	195	0,1	222
60	-	-	0,9	185	-	-
67	-	-	-	-	0,7	116
174	-	-	-	-	0,2	105
178	0,4	258	-	-	-	-
182	-	-	0	184	0	179
185	-	-	0	117	0	115
188	1,5	303	-	-	-	-
190	-	-	-	-	0	177
198	0	103	-	-	-	-
203	0,1	150	-	-	-	-
214	0,9	141	-	-	-	-
223	0,1	70	-	-	-	-
224	0	177	-	-	0,1	165
225	1,0	397	-	-	-	-
229	-	-	0	67	0	65
245	0,7	124	-	-	2,3	103
253	2,8	93	0	114	0	114
264	-	-	-	-	0	290
277	0,7	45	0,1	51	0	73
280	1,4	170	0,7	187	0,5	190
283	-	-	0,3	34	0	36
291	-	-	-	-	0	130
294	-	-	-	-	0	249
297	-	-	0,2	133	-	-
298	-	-	0,3	140	0,1	116

d) Copepodit-Stadien

Station	0 - 25 m		25 - 50 m		50 - 100 m		200 - 400 m	
	I ₃	C _m	I ₃	C _m	I ₃	C _m	I ₃	C _m
31	0,4	335	-	-	-	-	-	-
37	0,9	174	0,6	140	0,3	158	-	-
58	0,3	328	1,8	299	-	-	0	393
60	0,3	200	-	-	-	-	-	-
64	0	123	-	-	-	-	-	-
70	1,4	341	2,0	349	-	-	-	-

Abb. 10a-g stellen die Abhängigkeit der gewichtsspezifischen Ingestionsrate vom Nahrungsangebot dar. Für die CV-Stadien und Weibchen von Calanus finmarchicus ergab sich eine auf dem 0,1%-Niveau signifikante Zunahme der Ingestion mit steigendem Nahrungsangebot (t-Test, SACHS 1984). Ausnahmen bildeten Station 287 bei den CV-Stadien bzw. die Stationen 264 und 287 bei den Weibchen (eingeklammerte Datenpunkte der Abb. 10a bzw. 10b). Sie wurden für die Berechnung der Regressionsgerade nicht berücksichtigt. Wie aus Abb. 10c hervorgeht, ließ sich bei Calanus glacialis, von Ausnahmen abgesehen, keine Nahrungsaufnahme messen. Auch die Fraßraten von Calanus hyperboreus zeigten keine eindeutige Tendenz. Am aktivsten waren die CIV-Stadien (Abb. 10d), während CV-Stadien (Abb. 10e) und Weibchen (Abb. 10f) gar nicht oder nur wenig fraßen. Eine Ausnahme stellten die Stationen 18 und 245 für die Weibchen dar; dort wurden 1,4% bzw. 2,3% Körper-Kohlenstoff pro Tag als Ingestionsraten gemessen.

Wurden alle Copepoden-Arten aus einer der drei Tiefenstufen (0-25 m, 25-50 m oder 50-100 m) gemeinsam inkubiert, so ergaben sich ähnliche Werte wie aus den Versuchen mit getrennten Stadien und Arten. Eine erhöhte Nahrungsaufnahme mit steigendem Futterangebot ist in der Tendenz erkennbar (Abb. 10g). Die Tiere aus der Tiefenstufe 200-400 m, die auf Station 58 ausnahmsweise untersucht wurden, fraßen gar nicht. Eine Auflistung der Arten und Stadien, die im jeweiligen Versuchsansatz vorhanden waren, findet sich in Tabelle C im Anhang.

Insgesamt zeigen die Ergebnisse, daß die Tiere am Eisrand und in der Polynya, wo das Nahrungsangebot groß war (s. auch Abb. 8), dieses in der Regel auch nutzten, während bei sehr geringen Seston-Konzentrationen auch eine geringe Nahrungsaufnahme gemessen wurde.

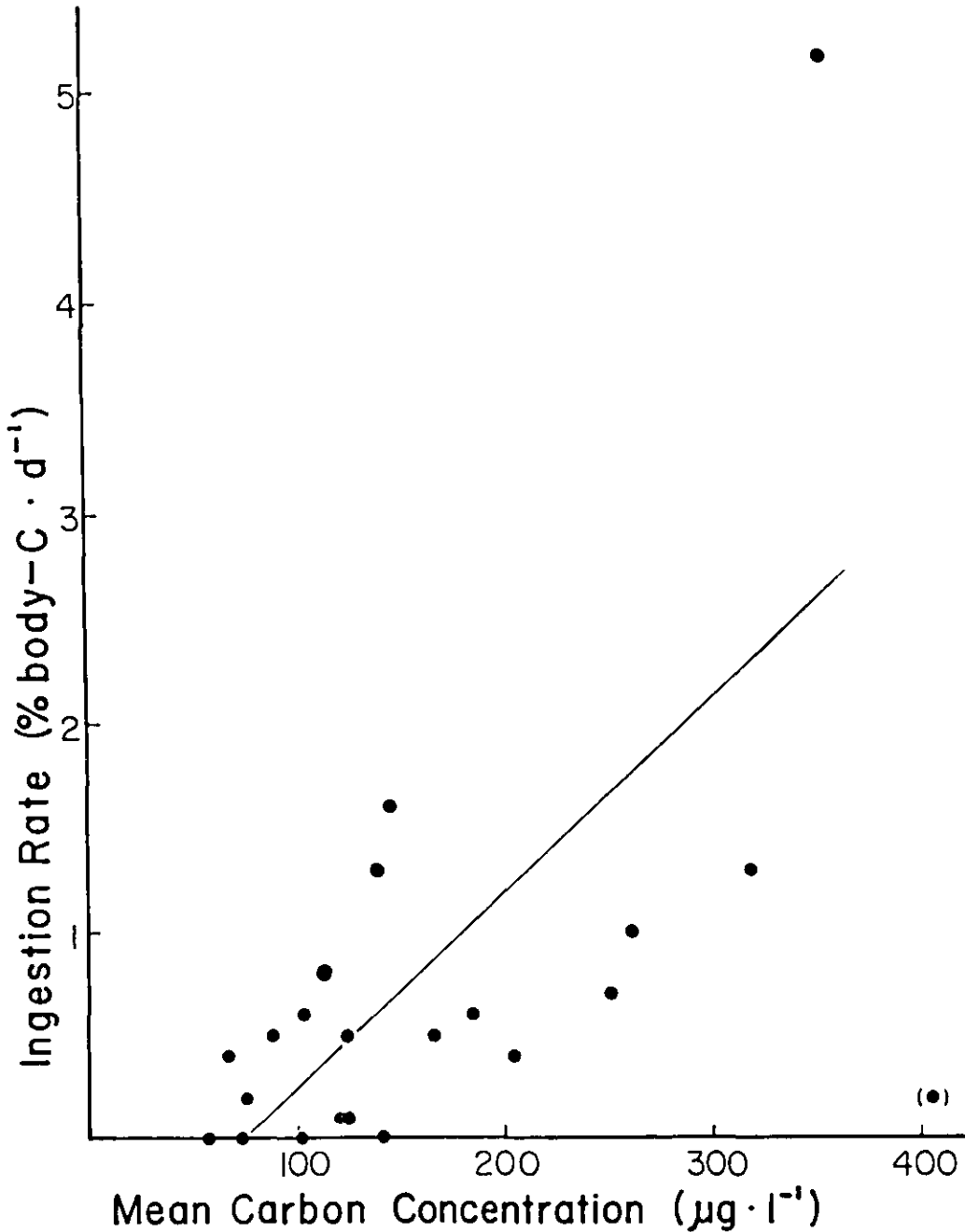


Abb. 10a: *C. finmarchicus* CV. Gewichtsspezifische Ingestionsrate I_3 in Abhängigkeit von mittlerer Kohlenstoff-Konzentration C_m . Die Gleichung der Regressionsgeraden lautet: $y = 0,00946x - 0,69$; $n = 21$; $r = 0,70$; $p \leq 0,001$; Datenpunkte aus MIZEX 84.

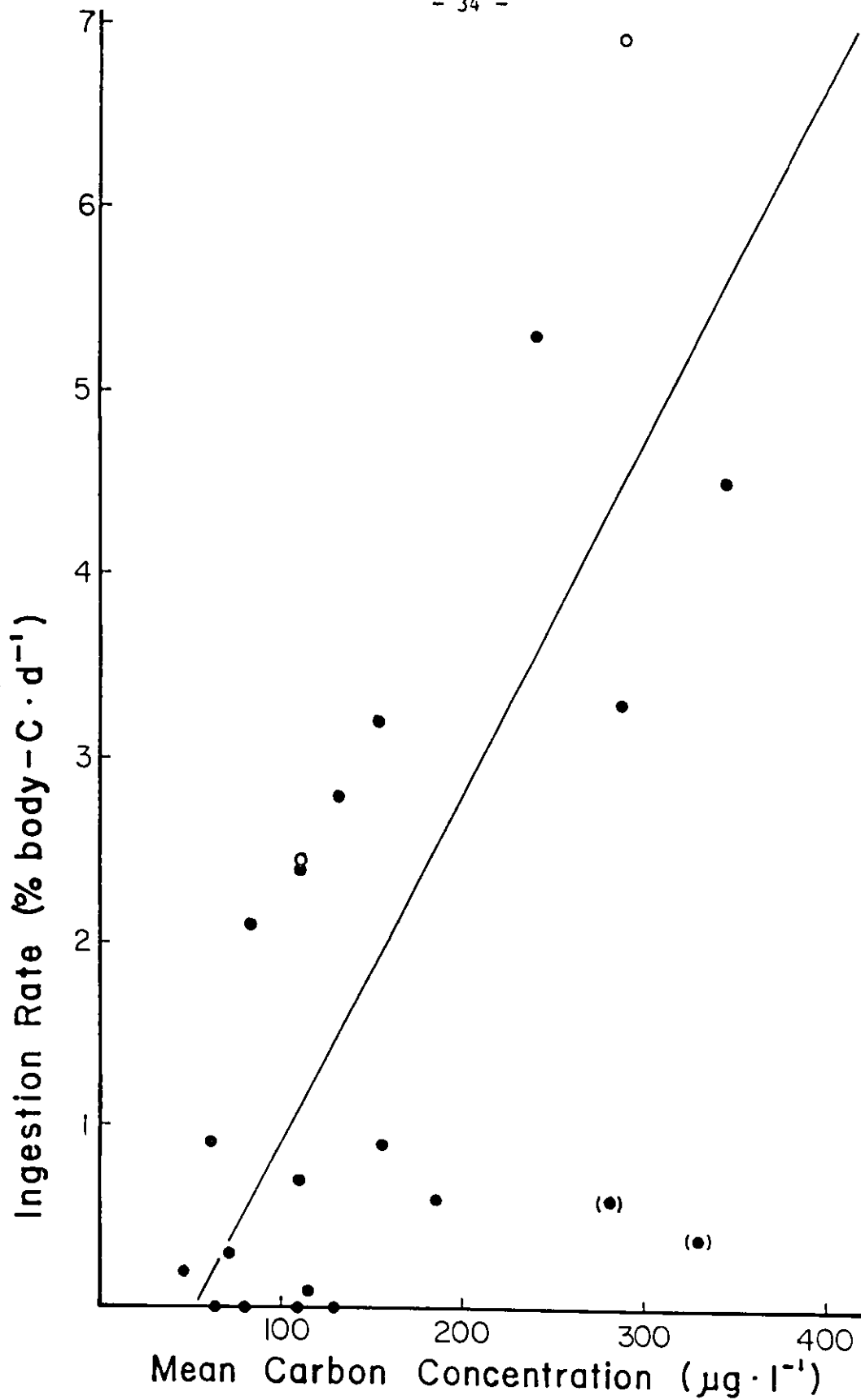


Abb. 10b: *C. finmarchicus* AF. Gewichtsspezifische Ingestionsrate I_3 in Abhängigkeit von mittlerer Kohlenstoff-Konzentration C_m . Die Gleichung der Regressionsgeraden lautet: $y = 0,016x - 0,75$; $n = 21$; $r = 0,75$; $p \leq 0,001$. Offene Kreise aus MIZEX 83 und Punkte aus MIZEX 84.

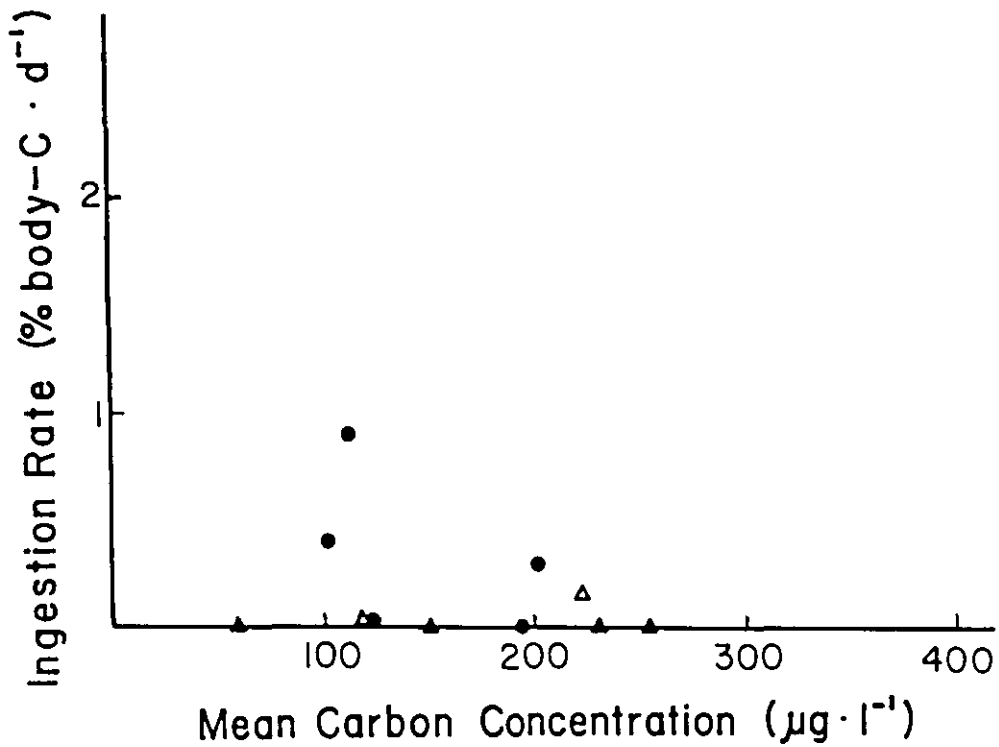


Abb. 10c: *C. glacialis*. CV und AF. Gewichtsspezifische Ingestionsrate I_3 in Abhängigkeit von mittlerer Kohlenstoff-Konzentration C_m . Punkte \bullet CV-Stadien (MIZEX 84), Dreiecke \triangle Weibchen. Offene Dreiecke MIZEX 83 und geschlossene Dreiecke MIZEX 84.

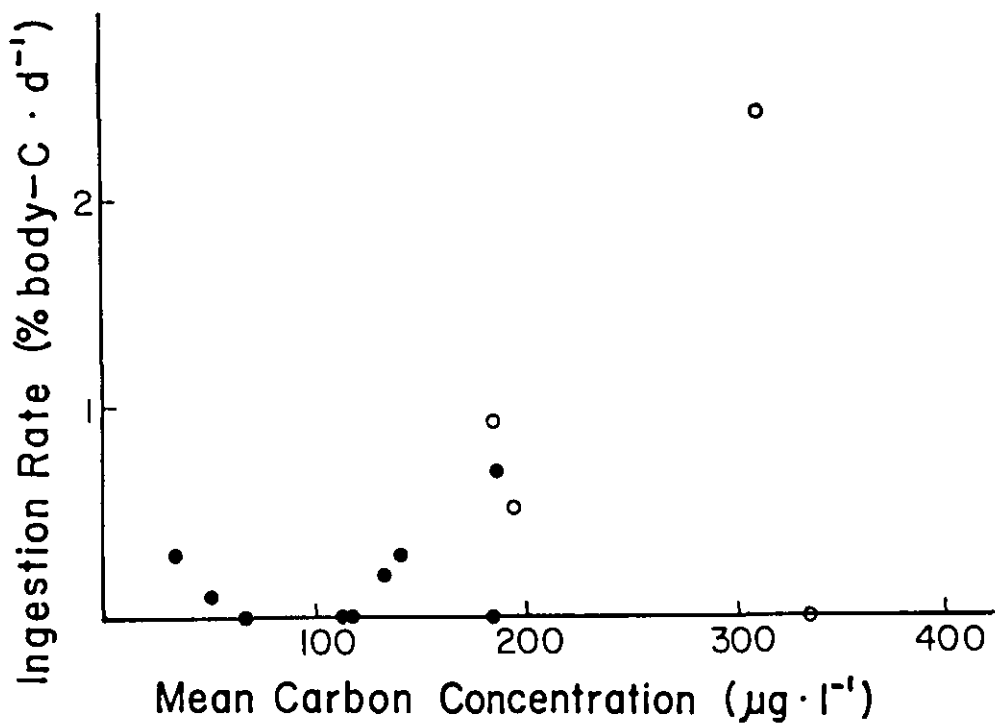


Abb. 10d: *C. hyperboreus* CIV. Gewichtsspezifische Ingestionsrate I_3 in Abhängigkeit von mittlerer Kohlenstoff-Konzentration C_m . Offene Kreise aus MIZEX 83 und Punkte aus MIZEX 84.

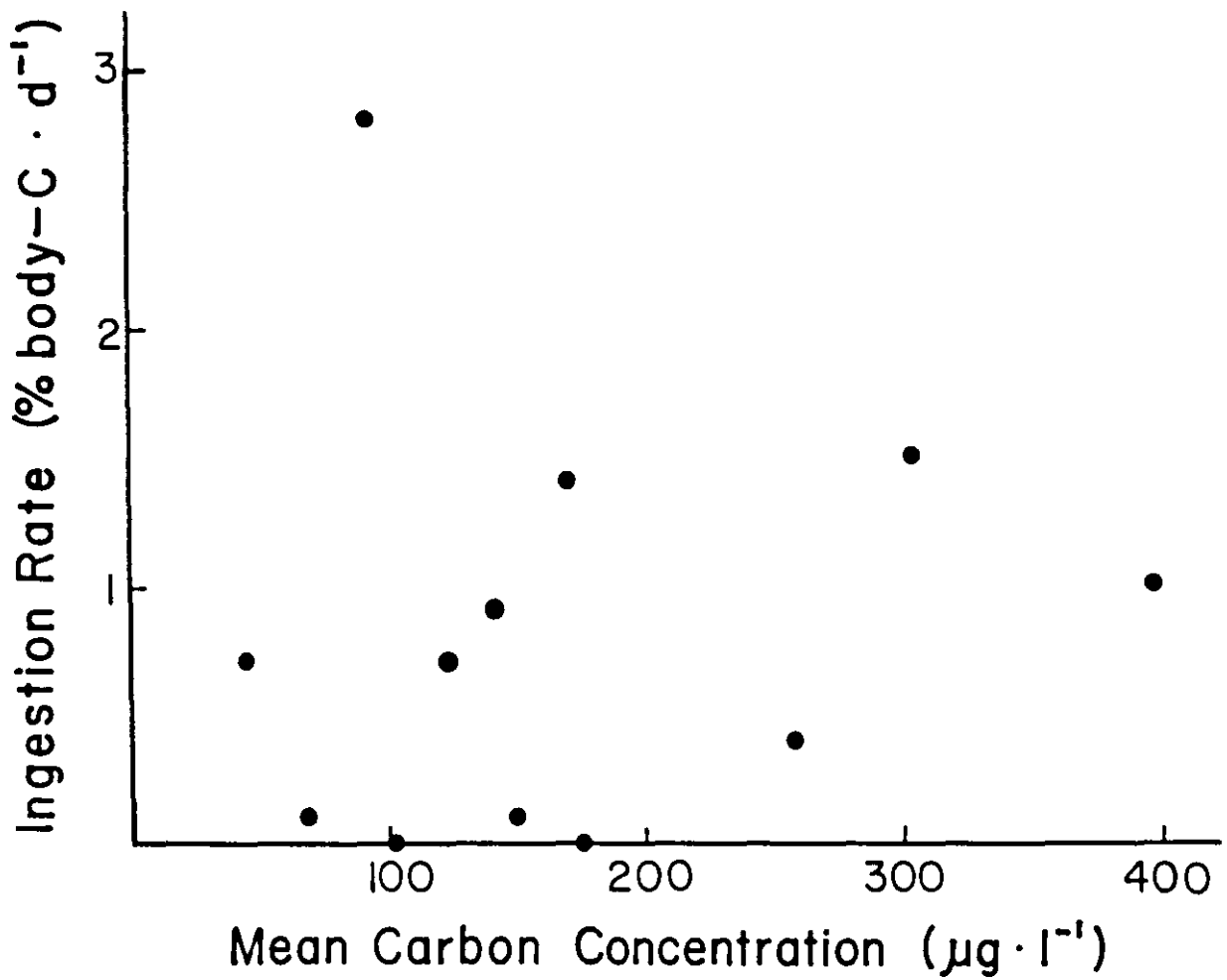


Abb. 10e: C. hyperboreus CV. Gewichtsspezifische Ingestionsrate I_3 in Abhängigkeit von mittlerer Kohlenstoff-Konzentration C_m . Datenpunkte aus MIZEX 84.

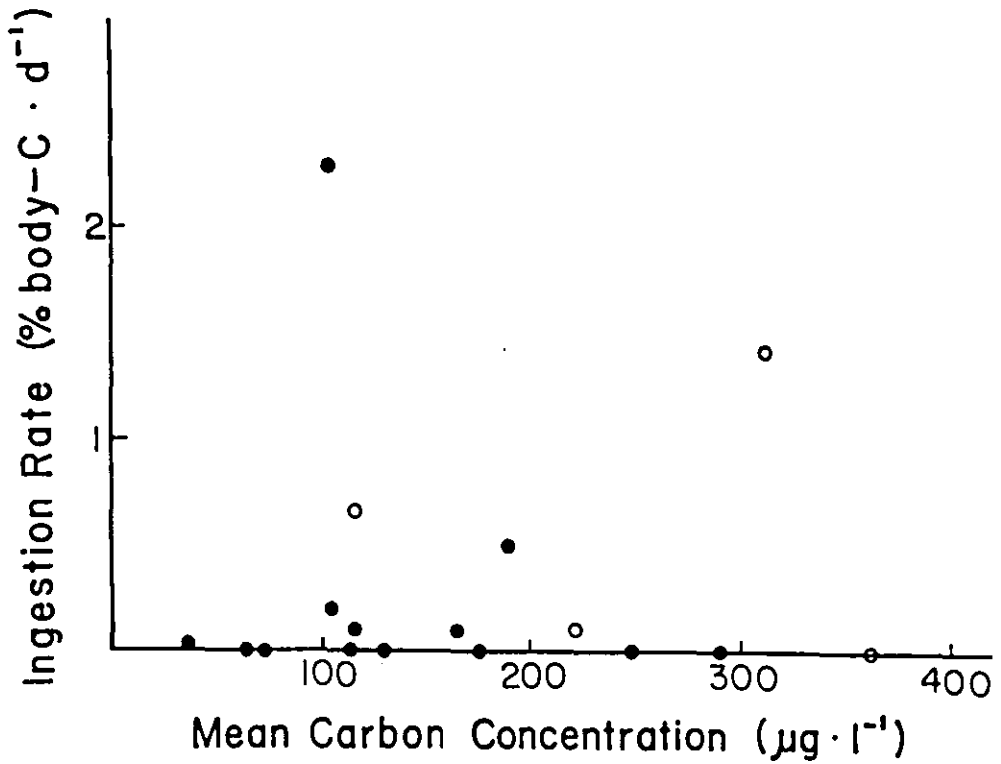


Abb. 10f: *C. hyperboreus* AF. Gewichtsspezifische Ingestionsrate I_3 in Abhängigkeit von mittlerer Kohlenstoff-Konzentration C_m . Offene Kreise aus MIZEX 83 und Punkte aus MIZEX 84.

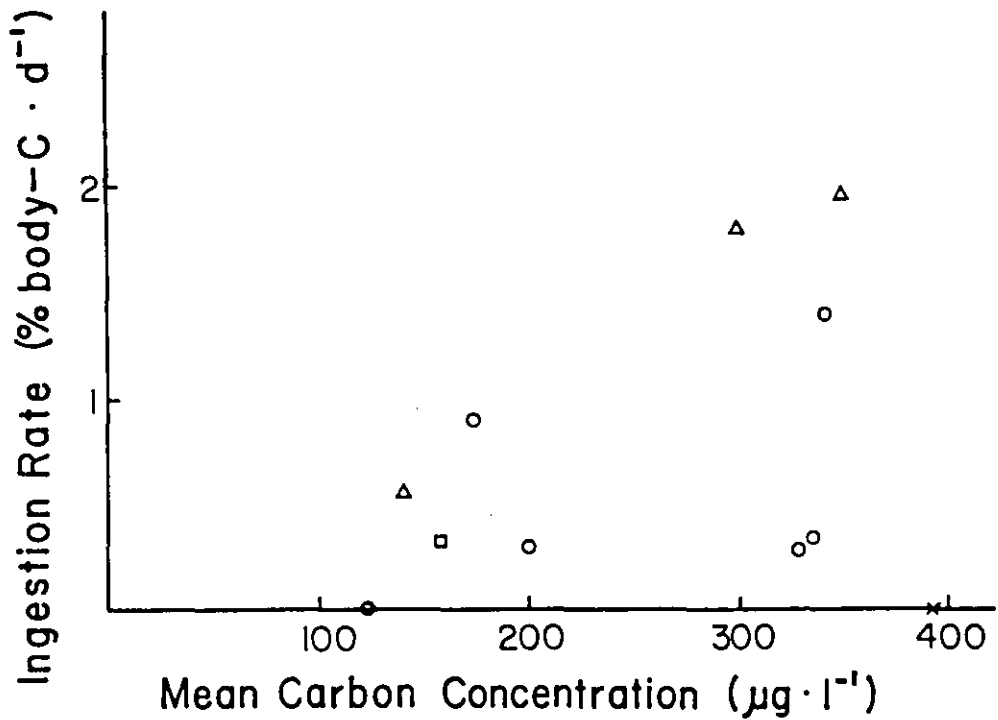


Abb. 10g: Copepodit-Stadien aus Tiefenstufen. Gewichtsspezifische Ingestionsrate I_3 in Abhängigkeit von mittlerer Kohlenstoff-Konzentration C_m . Kreise $\hat{=}$ 0-25 m, Dreiecke $\hat{=}$ 25-50 m, Quadrate $\hat{=}$ 50-100 m, x $\hat{=}$ 200-400 m.

4.3.1.2 Beziehung zwischen Nahrungsaufnahme und Partikelgröße

Für alle Fütterungsversuche wurden Spearman-Rang-Tests auf Unabhängigkeit (SACHS 1984) durchgeführt. Grundlage war die Aufsplitterung der Ergebnisse in einzelne Größenklassen mit Hilfe des Coulter Counters. Getestet wurden folgende Fragestellungen:

a) Bevorzugen Copepoden Biomasse-Peaks beim Fressen?

Testparameter: Biomasse in ($10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$) und Filtrationsrate in ($\text{cm}^3 \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) (Tab. 6a)

b) Bevorzugen Copepoden große Partikel beim Fressen?

Testparameter: Partikelgröße (μm) und Filtrationsrate in ($\text{cm}^3 \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) (Tab. 6b)

Eine signifikante Abhängigkeit der Testparameter voneinander wurde bei mindestens 95%iger Wahrscheinlichkeit angenommen ($p \leq 0,05$).

In 13 von insgesamt 75 Fällen konzentrierten sich die Copepoden beim Fressen signifikant auf Biomasse-Peaks, aber in 46 Fällen bevorzugten sie große gegenüber kleinen Partikeln. Das heißt: Die Selektion nach der Partikelgröße war weitaus bedeutender als die Selektion nach Menge des vorhandenen Futters. Bei Betrachtung der Ergebnisse in Tab. 6b fällt auf, daß die Weibchen von C. finmarchicus und C. hyperboreus häufiger selektiv fraßen als die subadulten Stadien; hier findet scheinbar eine Verhaltensänderung im Laufe der ontogenetischen Entwicklung statt.

In 10 Fällen ergab sich für beide der obigen Fragestellungen eine positive Antwort. Da sich große Partikel naturgemäß besonders stark auf die Biomasse auswirken, wurden in diesen Fällen auch die beiden Parameter "Partikelgröße" und "Biomasse" auf Unabhängigkeit überprüft (Tab. D im Anhang, Kolonne C). In 7 dieser 11 Fälle war eine signifikante Abhängigkeit gegeben, d.h. die Partikelgröße hatte einen Einfluß auf die Biomasse in dieser Größenklasse. Bei einem Teil der errechneten positiven Selektion nach Biomasse handelte es sich also möglicherweise ebenfalls um Selektion nach Partikelgröße, so daß also kaum Selektion auf Grund von Biomasse-Maxima stattfand.

Tab. 6: MIZEX 83 und 84. Spearman-Rang-Test auf Unabhängigkeit zweier Parameter. * $\hat{=}$ $p \leq 0,05$; ** $\hat{=}$ $p \leq 0,01$; *** $\hat{=}$ $p \leq 0,001$; n.s. $\hat{=}$ nicht signifikant; keine Eintragung $\hat{=}$ keine Messung. a) Biomasse C_m gegen Filtrationsrate F in jeder Größenklasse. b) Partikelgröße gegen Filtrationsrate F in jeder Größenklasse.

a) Biomasse / Filtrationsrate

Station	C. finmarchicus CV	C. finmarchicus AF	C. glacialis CV	C. glacialis AF	C. hyperboreus CIV	C. hyperboreus CV	C. hyperboreus AF	Copepodite 0-25 m	Copepodite 25-50 m	Copepodite 50-100 m
18						n.s.	n.s.			
31						n.s.	n.s.	n.s.		
37								n.s.	n.s.	n.s.
58		n.s.						n.s.	n.s.	
60				n.s.		n.s.		n.s.		
67		n.s.					n.s.			
70								n.s.	n.s.	
174	n.s.	n.s.					n.s.			
178	n.s.	n.s.			n.s.					
188					n.s.					
190	n.s.									
203					n.s.					
214	n.s.	n.s.			*					
223	n.s.	n.s.			**					
224	n.s.	n.s.					n.s.			
225	n.s.	n.s.			n.s.					
245	n.s.	n.s.	n.s.		n.s.		**			
253					n.s.					
260	*	n.s.								
264	*	*								
275	n.s.	n.s.								
277					n.s.	n.s.				
280					n.s.	**	*			
283		n.s.				n.s.				
287	n.s.	*								
288	n.s.	n.s.								
291	n.s.									
294	n.s.	n.s.								
296	n.s.	**	n.s.							
297	*	*				***				
298	n.s.		n.s.			n.s.	n.s.			



b) Partikelgröße / Filtrationsrate

Station	C. finmarchicus CV	C. finmarchicus AF	C. glacialis CV	C. glacialis AF	C. hyperboreus CIV	C. hyperboreus CV	C. hyperboreus AF	Copepodite 0-25 m	Copepodite 25-50 m	Copepodite 50-100 m
18						n.s.	n.s.			
31						n.s.	n.s.	n.s.		
37								**	***	*
58		***						n.s.	***	
60				***		**		**		
67		***					**			
70								***	***	
174	n.s.	***					**			
178	n.s.	n.s.			n.s.					
188					*					
190	n.s.									
203					*					
214	**	**			***					
223	**	*			***					
224	*	*					***			
225	**	**			n.s.					
245	n.s.	n.s.	n.s.		n.s.		***			
253					n.s.					
260	*	***								
264	*	*								
275	n.s.	*								
277					***	n.s.				
280					n.s.	*	n.s.			
283		*				*				
287	*	***								
288	n.s.	***								
291	n.s.									
294	n.s.	***								
296	**	***	**							
297	n.s.	*				n.s.				
298	*		n.s.			n.s.	n.s.			

In einem Teil der Versuche konnte überhaupt keine Nahrungsselektion nachgewiesen werden. Um zu klären, ob die Tiere nur dann selektiv fraßen, wenn sie sich auf Grund eines hohen Futterangebotes diesen "Luxus" leisten konnten, wurde die mittlere Kohlenstoff-Konzentration C_m ($\mu\text{gC}\cdot\text{dm}^{-3}$) zu dem Spearman-Rang-Korrelationskoeffizienten $r_s(B)$ (Selektion nach Partikelgröße) in Beziehung gesetzt. Weder für C. finmarchicus CV oder AF noch für alle Versuchsansätze zusammengekommen war eine Korrelation von $r_s(B)$ mit C_m gegeben:

C. finmarchicus CV: $r_s(B) = 0,000232 C_m + 0,38$; $r = 0,08$; $n = 18$

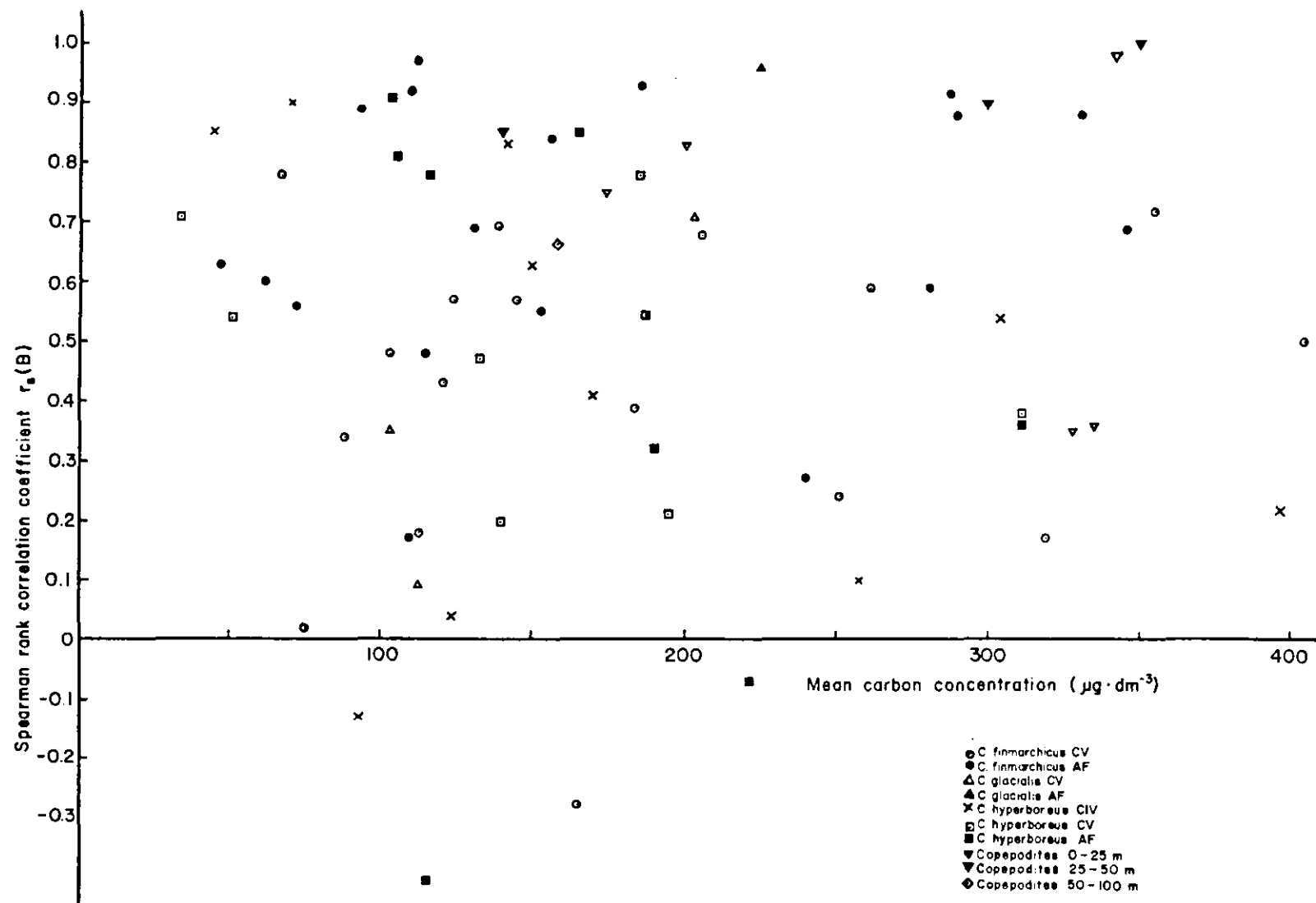
C. finmarchicus AF: $r_s(B) = 0,000585 C_m + 0,54$; $r = 0,23$; $n = 17$

Alle Arten : $r_s(B) = 0,000024 C_m + 0,50$; $r = 0,01$; $n = 61$

Auch Abb. 11 zeigt, daß sowohl bei niedrigem als auch bei hohem Futterangebot teils selektiv und teils unselektiv gefressen wurde.

Abb. 11: (Auf der folgenden Seite)

Nahrungsselektion nach Partikelgröße in Abhängigkeit vom Futterangebot C_m . Der Spearman-Rang-Korrelationskoeffizient $r_s(B)$ ist gleich 1,0 bei absoluter positiver Korrelation und gleich 0 bei fehlender Korrelation.



4.3.2 Vergleich zweier Framstraßen-Querschnitte aus den Jahren 1983 und 1984

Auf beiden MIZEX-Fahrten wurden zwischen 79°N und 80°N ein hydrographisch-biologischer Schnitt über die Framstraße gelegt. In den folgenden Abschnitten werden zunächst die Stationen anhand der hydrographischen Parameter Temperatur und Salzgehalt charakterisiert und die biologischen Parameter Chl a, POC und Partikelvolumen zur Ingestionsrate der Tiere in Beziehung gesetzt. Dann folgt eine Analyse der Artenspektren des Phytoplanktons, das in den Versuchen als Futter diente.

4.3.2.1 Hydrographie, Biomasse und Ingestion

Die Lage der beiden Schnitte ist in Abb. 5 dargestellt. Sie umfaßten jeweils von West nach Ost eine Station in der ostgrönländischen Polynya (60, 245), im Packeis (64, 253), am Eisrand (67, 264) und im eisfreien Wasser 5 Seemeilen vor der Eiskante (70, 260). Auf der zusätzlichen Station 75 (Spitzbergen-Schelf) wurde 1983 noch die Partikelgrößen-Verteilung, nicht jedoch die Nahrungsaufnahme gemessen. Abb. 12 und 13 zeigen jeweils im oberen Teil die Temperatur- und Salzgehaltswerte der oberen 200 m; darunter sind POC, Chl a und Partikelvolumen als Biomasse-Parameter sowie die Ingestionsrate der untersuchten Tiere einander gegenübergestellt.

Auf Station 60 (Abb. 12) lag in den oberen 100 m reines Polarwasser vor (niedrige Temperaturen und Salzgehalte), auf Station 70 dagegen Atlantisches Wasser (hohe Temperaturen und Salzgehalte). Auf den Stationen 64 und 67 kann man an den Temperatur- und Salinitäts-Daten gut die Vermischung dieser beiden Wassermassen erkennen. Dieser Übergang von Polarem zu Atlantischem Wasser ist an den Stationen 245 bis 264 des darauffolgenden Jahres (Abb. 13) ebenfalls zu erkennen; allerdings war der Einfluß des Atlantischen Wassers auf der östlichsten Station (260) nicht so ausgeprägt wie auf Station 70 im Jahr zuvor.

Betrachtet man die untere Hälfte der Abb. 12, so fällt auf, daß nur auf Station 70 nennenswerte Mengen von Chl a und Partikelvolumen gemessen wurden, gleichwohl die Tiere auch auf den Stationen 60 und 67 aktiv fraßen, anders als die oben beschriebene I_3/C_m -Relation es erwarten läßt (Kap. 4.3.1.1).

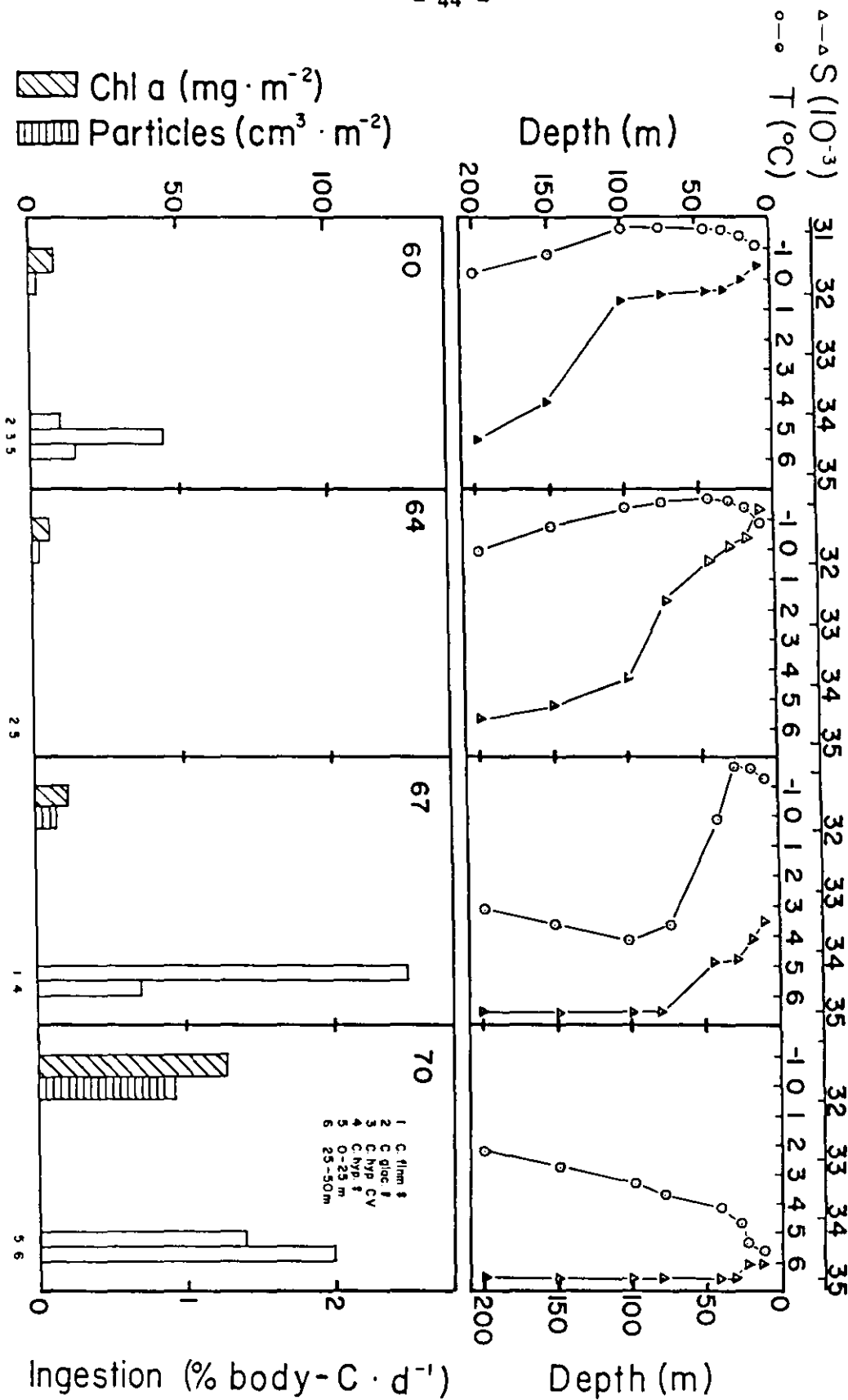


Abb. 12: Schnitt I (MIZEX 83). Temperatur T und Salzgehalt S in den oberen 200 m. Darunter sind für jede Station Chl a und Partikelvolumen in situ (jeweils 0-40 m integriert) (links) und Gewichtsspezifische Ingestionsrate I₃ der untersuchten Tiere (rechts) einander gegenübergestellt.

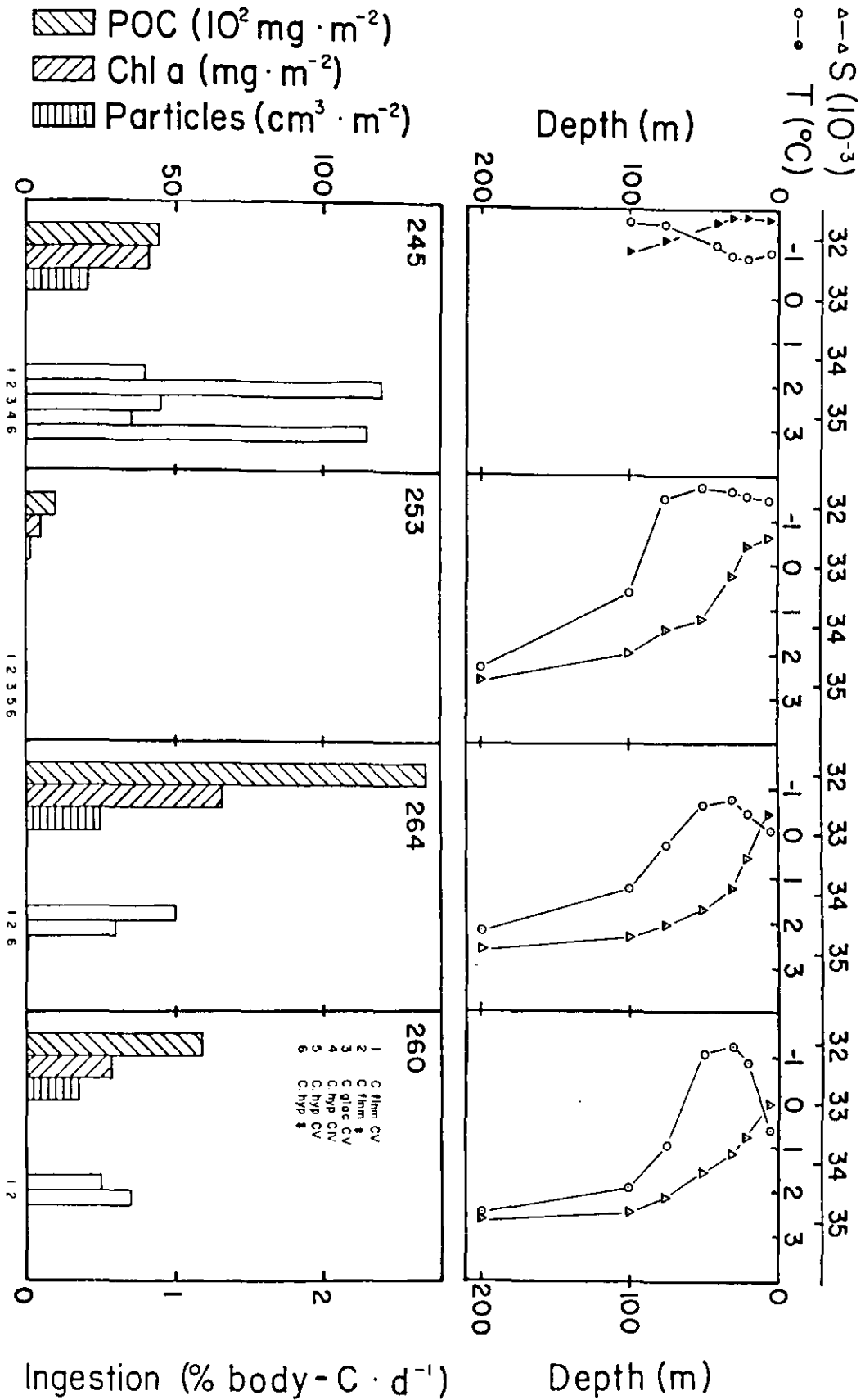


Abb. 13: Schnitt II (MIZEX 84). Temperatur T und Salzgehalt S in den oberen 200 m. Darunter sind für jede Station POC, Chl a und Partikelvolumen in situ (jeweils 0-40 m integriert) (links) und Gewichtsspezifische Ingestionsrate I_3 der untersuchten Tiere (rechts) einander gegenübergestellt.

Dieses steht auch in deutlichem Gegensatz zur Situation im darauffolgenden Jahr (Abb. 13), wo in der Polynya (St. 245) und am Eisrand (St. 264) hohe Phytoplankton-Konzentrationen und hohe Ingestionsraten gemessen wurden. Übereinstimmend in beiden Fällen war die Nahrungskonzentration unter dem Packeis gering. Man kann davon ausgehen, daß dieser Zustand unter dem Packeis normal ist, und die Tiere demzufolge die Nahrungsaufnahme gänzlich eingestellt hatten.

Dieser qualitative Vergleich macht bereits deutlich, daß zwischen den Ökosystemen verschiedener Wassermassen in der Framstraße große Unterschiede bestehen. Ein weiterer interessanter Aspekt ist das Verhältnis von POC zu Partikelvolumen. Während es auf Station 245 nur $214 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-3}$ betrug (0-40 m integriert), lag es auf Station 253 bei $668 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-3}$, auf Station 264 bei $549 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-3}$ und auf Station 260 bei $331 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-3}$. Die Vermutung liegt nahe, daß dieses auf verschieden strukturierte Phytoplanktongemeinschaften zurückzuführen ist. Diese Frage wird im folgenden Kapitel näher behandelt.

4.3.2.2 Phytoplankton-Arten und ihr Anteil an der ingestierten Biomasse

Zur ersten Bewertung wurden die Ergebnisse aus den mikroskopischen Zählungen in folgenden Gruppen zusammengefaßt:

- Diatomeen
- Dinoflagellaten
- Flagellaten
- Ciliaten

In Tab. 7 sind für alle 7 untersuchten Stationen die Anfangskonzentrationen und die prozentualen Anteile der 4 Gruppen an der Summe aufgeführt. Von Station 264 standen keine Proben zur Verfügung.

Die Phytoplanktongemeinschaft wurde in der Polynya stark von den Diatomeen dominiert; 83% bzw. 96% der gezählten Zellen ($C_{1,A}^*$) gehörten zu dieser Gruppe. Auf allen anderen Stationen lagen die Anteile nur zwischen 6% und 17%. Dort waren die Flagellaten mit 61% bis 85% dominierend. Dinoflagellaten und Ciliaten stellten stets nur einen geringen Anteil an der Zellzahl. Betrachtete man jedoch die Kohlenstoff-Konzentrationen ($C_{1,B}^*$) der verschiedenen Algen-Gruppen - was letztlich ja für Nahrungsuntersuchungen ausschlaggebend ist - so verschoben sich die Verhältnisse deutlich. Auf

Tab. 7: MIZEX 83 und 84. Zellkonzentrationen $C_{1,A}^*$ (Zellen·dm⁻³) und $C_{1,B}^*$ (ngC·dm⁻³) aus den Fütterungsversuchen und die prozentualen Anteile der 4 Gruppen (Diatomeen, Dinoflagellaten, Flagellaten, Ciliaten) an der Summe. Die Kohlenstoffwerte beruhen auf der Umrechnung von Zellgröße in Kohlenstoffgehalt (STRATHMANN 1967).

Station	Parameter	Summe	Prozentualer Anteil von			
			Diatomeen	Dinoflag.	Flagell.	Ciliaten
60	$C_{1,A}^*$	42000	83	3	9	5
	$C_{1,B}^*$	5320	58	3	20	19
64	$C_{1,A}^*$	12640	11	13	61	15
	$C_{1,B}^*$	2780	5	5	22	68
67	$C_{1,A}^*$	26660	17	10	63	10
	$C_{1,B}^*$	8950	15	5	9	71
70	$C_{1,A}^*$	210500	10	3	85	2
	$C_{1,B}^*$	31300	38	2	26	33
245	$C_{1,A}^*$	190700	96	1	2	1
	$C_{1,B}^*$	53700	76	10	3	11
253	$C_{1,A}^*$	4240	6	12	74	8
	$C_{1,B}^*$	1040	14	12	36	38
260	$C_{1,A}^*$	27400	11	1	84	4
	$C_{1,B}^*$	3970	10	1	18	71

den Polynya-Stationen waren die Diatomeen zwar nach wie vor dominierend, allerdings nicht mehr so ausgeprägt. Die Flagellaten verloren auf den Packeis-, Eisrand- und eisfreien Stationen zu Gunsten der Ciliaten an Bedeutung, die überall zur stärksten (Stationen 64, 67, 253, 260) oder zweitstärksten (Station 70) Gruppe aufrückten. Die Gründe hierfür waren:

- 1) Diatomeen haben eine große Vakuole und damit ein kleines Kohlenstoff/Volumen-Verhältnis.
- 2) Ciliaten sind im Vergleich zu Dinoflagellaten und Flagellaten sehr groß

und haben entsprechend mehr Kohlenstoff pro Zelle.

- 3) Die Dinoflagellaten waren auf Grund von geringer Anzahl und Größe stets nur von untergeordneter Bedeutung.

Die Kohlenstoffwerte hier ($C_{1,B}^*$, nach STRATHMANN 1967 berechnet) liegen eine Größenordnung unter den Werten C_m , die aus den Coulter Counter Daten errechnet wurden. Daher ist kein Vergleich von $C_{1,B}^*$ mit C_m möglich. $C_{1,B}^*$ kann nur zum Vergleich der verschiedenen Stationen miteinander herangezogen werden. Auf die Problematik von Kohlenstoff-Berechnungen auf verschiedenen Wegen wird in der Diskussion (5.2) ausführlich eingegangen.

Betrachtet man die Gruppe der Diatomeen, die ja auf den Stationen 60, 70 und 245 stark vertreten war, genauer, so findet man sehr unterschiedliche Zusammensetzungen (Tab 8).

Tab. 8: MIZEX 83 und 84. Unterteilung der Diatomeen nach Gattungen auf sieben Stationen. Prozentuale Anteile am Diatomeen-Kohlenstoff der Anfangskonzentration $C_{1,B}^*$.

Station	Chaetoceros	Thalassiosira	Fragilaria	Rhizosolenia	Andere
60	99	0	0	0	1
64	87	0	0	0	13
67	20	19	0	58	3
70	1	20	0	79	0
245	19	14	63	0	4
253	0	27	62	0	11
260	57	36	0	0	7

Auf Station 60 wurden 99% des Diatomeen-Kohlenstoffs von Chaetoceros spp. gestellt; alle anderen Arten waren demzufolge unbedeutend. Auch die andere Station im EGC (St. 64) wies noch einen sehr hohen Anteil an Chaetoceros auf, während die Stationen 67 und 70 (auf Grund der sehr großen Zellen) von Rhizosolenia spp. dominiert waren. Aber auch Thalassiosira gravida hatte einen Anteil von 19% bzw. 20% auf den beiden östlichen Stationen.

Im Jahr darauf lag eine völlig andere Situation vor. Auf den EGC-Stationen 245 und 253 war Chaetoceros nur mit 19% und 0% vertreten, während Fragilaria spp. mit 63% bzw. 62% den größten Anteil stellte. Thalassiosira gravida und T. nordenskiöldii waren mit 14% bzw. 27% am Diatomeen-Kohlenstoff beteiligt. Dabei darf man allerdings nicht vergessen, daß auf Station 245 die Zellkonzentration viel höher war als auf Station 60. Daher war auf Station 245 die Konzentration von Chaetoceros spp. mit 87000 Zellen.dm⁻³ immer noch

deutlich höher als auf Station 60 mit 35000 Zellen·dm⁻³. Auf Station 260 schließlich wurde die Masse des Diatomeen-Kohlenstoffs von Chaetoceros und Thalassiosira gestellt.

Tab. 9: MIZEX 83 und 84. Vergleich der prozentualen Anteile verschiedener Gruppen von Futterorganismen an der Gesamtmenge in angebotener Nahrung (C_m) und gefressener Nahrung (I_{2a}) auf Kohlenstoff-Basis (berechnet nach STRATHMANN 1967).

Stat.	Art	Diatomeen		Dinoflag.		Flagell.		Ciliaten	
		C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}
60	C. glac. AF	55	50	5	0	19	27	21	23
	C. hyp. CV	54	57	4	1	21	21	21	21
	0 - 25 m	38	67	5	1	28	16	29	16
64	C. glac. AF	5	7	7	3	31	14	57	76
	0 - 25 m	15	0	9	3	38	12	38	85
67	C. finm. AF	10	15	7	2	17	9	66	74
	C. hyp. AF	10	20	6	1	14	12	70	67
70	0 - 25 m	19	41	3	2	51	15	27	42
245	C. finm. CV	79	100	6	0	8	0	7	0
	C. finm. AF	86	78	3	10	4	9	7	3
	C. glac. CV	79	95	6	0	7	5	8	0
	C. hyp. CIV	80	86	6	4	5	6	9	4
	C. hyp. AF	83	80	2	13	5	7	10	0
253	C. finm. CV	7	0	8	31	25	66	60	3
	C. finm. AF	7	0	9	29	46	2	38	69
	C. hyp. CV	6	4	11	22	48	5	35	69
	C. hyp. AF	6	2	14	19	32	44	48	35
260	C. finm. CV	9	0	2	100	51	0	38	0
	C. finm. AF	8	40	5	17	38	21	49	22

Beim Vergleich der Anteile verschiedener Futterorganismen in angebotener und aufgenommener Nahrung fällt auf, daß die Unterschiede häufig nicht sehr groß waren. Es gab jedoch einige Fälle, in denen eine Nahrungsselektion vorlag. Auf den Polynya-Stationen 60 und 245 wurden die dort sehr häufigen Diatomeen von C. finmarchicus CV, C. glacialis CV und Copepoden der Tiefen-

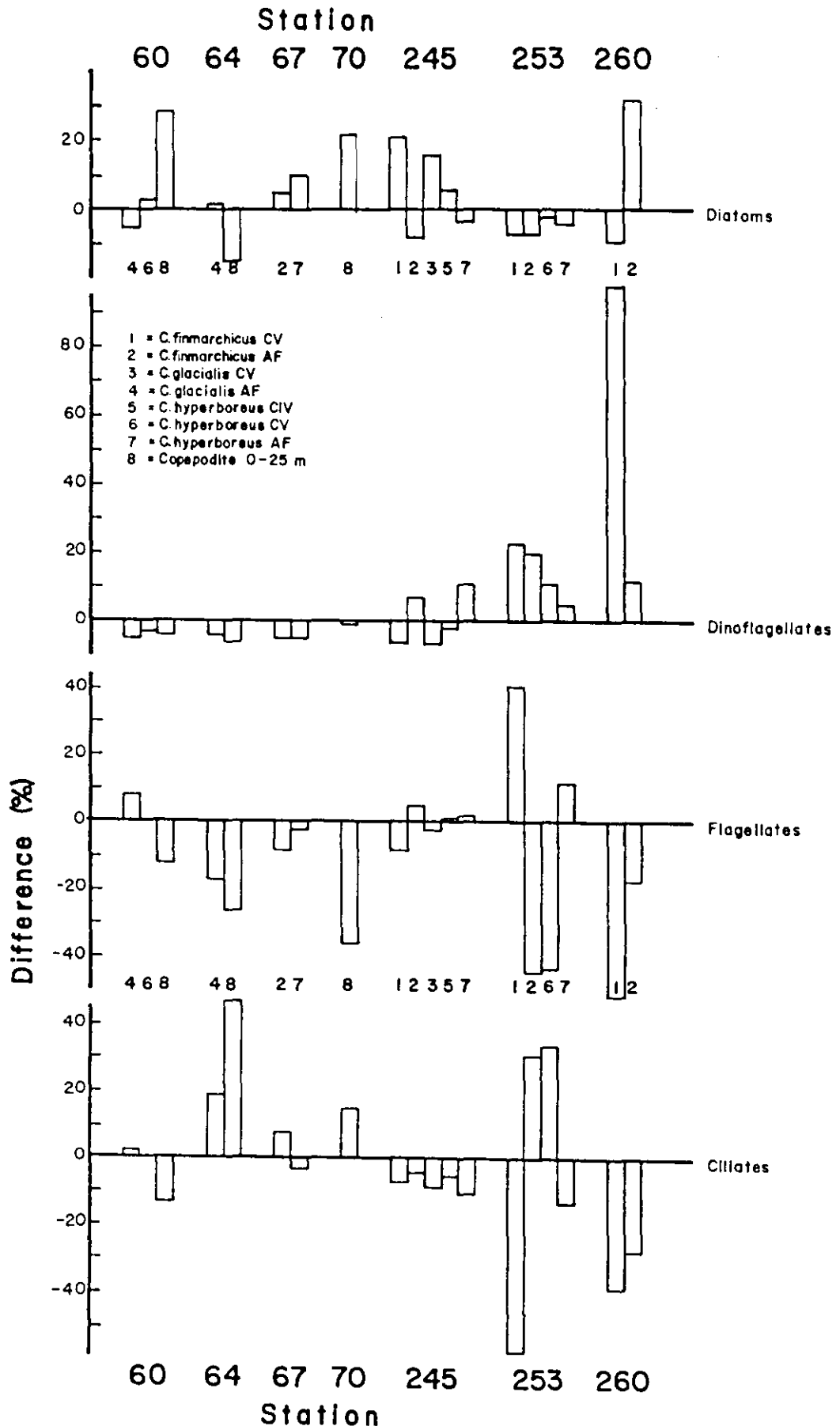


Abb. 14: Nahrungsselektion nach Gruppen (Diatomeen, Dinoflagellaten, Flagellaten, Ciliaten) auf den Schnitten I und II. Auf der Ordinate ist die Differenz zwischen dem prozentualen Anteil der Gruppe an der ingestierten Nahrung und dem prozentualen Anteil der Gruppe an der angebotenen Nahrung dargestellt. Positive Werte signalisieren einen höheren Anteil der Gruppe in der ingestierten Nahrung als in der angebotenen Nahrung.

stufe 0-25 m bevorzugt gefressen, während Dinoflagellaten, Flagellaten und Ciliaten gemieden wurden. Für die anderen untersuchten Stadien von Calanus spp. war hier jedoch keine Selektion feststellbar. Auf den Packeis-Stationen 64 und 253 waren Diatomeen offensichtlich nicht sehr attraktiv. Auf Station 64 wurden Ciliaten bevorzugt, während es auf Station 253 je nach Art Ciliaten und Dinoflagellaten bzw. Flagellaten und Dinoflagellaten waren. Auf Station 67, am Eisrand gelegen, waren C_m und I_{2a} für die untersuchten Arten recht ähnlich. Die Stationen 70 und 260 im offenen Wasser schließlich waren recht unterschiedlich. Während auf Station 70 Copepoden der oberen 25 m Diatomeen und Ciliaten bevorzugten und Flagellaten mieden, bevorzugte C. finmarchicus auf Station 260 Dinoflagellaten (und die Weibchen auch Diatomeen) und mieden Flagellaten und Ciliaten.

4.4 Abbildung der aufgenommenen Nahrung in den Kotballen

In den vorhergehenden Kapiteln konnte gezeigt werden, daß die Anteile einzelner Algengruppen in den Phytoplankton-Gemeinschaften verschiedener Stationen unterschiedlich hoch waren. Um festzustellen, ob und vor allen Dingen wie sich das in den Kotballen abbildete, wurden auf einigen Stationen Kotballen gesammelt und im Raster-Elektronen-Mikroskop untersucht. Dabei waren natürlich im wesentlichen nur die Überreste hartschaliger Organismen, d.h. der Diatomeen und beschalteten Dinoflagellaten, erkennbar.

In der ostgrönländischen Polynya (Stationsgruppe A2), wo die Diatomeen-Konzentration besonders hoch war, bestand der Inhalt der Kotballen, soweit er erkennbar war, ausschließlich aus Bestandteilen dieser Algengruppe. Teilweise waren die Schalen sehr stark zerkleinert (Abb. 15a und b), so daß sich die Bruchstücke nicht mehr bestimmten Gattungen zuordnen ließen. Es fanden sich aber auch immer wieder fast gänzlich unversehrte Schalen, die offensichtlich unzerkaut die Mundwerkzeuge passiert hatten. Auf Abb. 15a kann man zwei Zellen der Gattung Fragilaria erkennen, auf Abb. 16 eine zentrische Diatomee, vermutlich Thalassiosira. Aber nicht nur einzelne Zellen, auch ganze Kettenbruchstücke mit mehreren Zellen fanden sich in Kotballen wieder (Abb. 17).

Vergleicht man die oben beschriebenen Kotballen mit solchen aus der Eis-

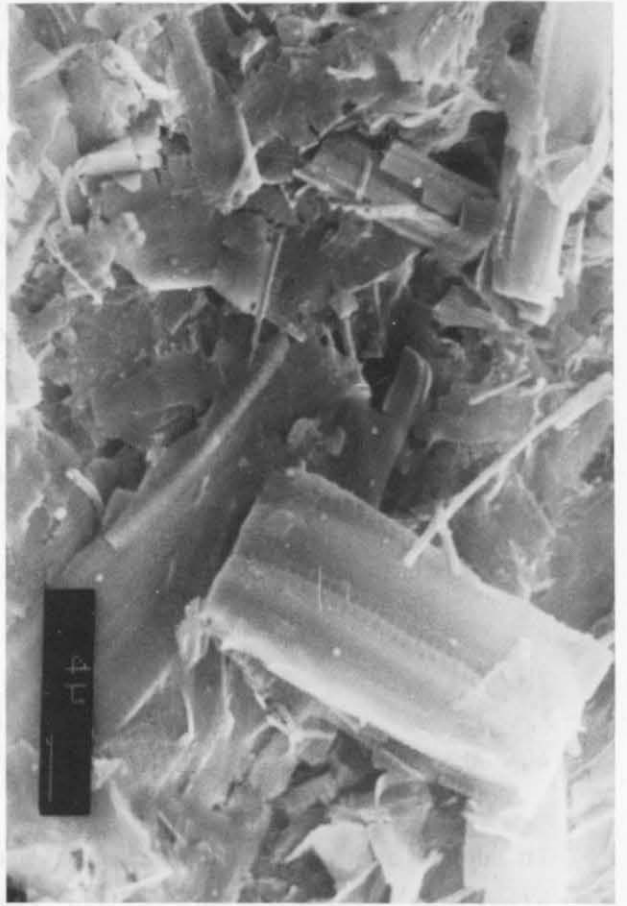


Abb. 15 a

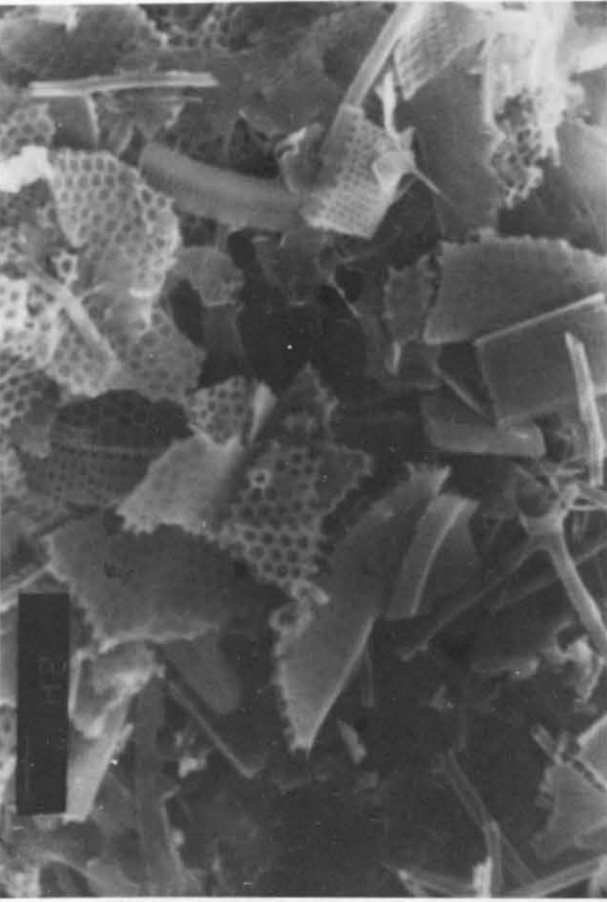


Abb. 15 b



Abb. 16

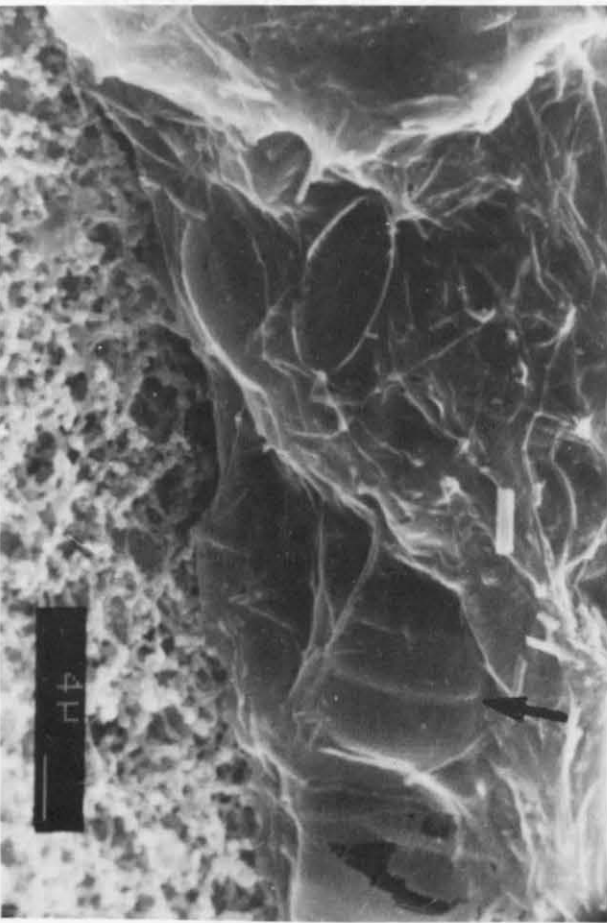


Abb. 17

Abb. 15: a) Station 245, Inhalt eines Kotballens von C. hyperboreus AF mit Diatomeen-Bruchstücken und intakter Schale. b) Station 298, Inhalt eines Kotballens von C. finmarchicus AF mit Diatomeen-Bruchstücken.

Abb. 16: Station 245, Teil eines Kotballens von C. hyperboreus AF mit ganzer Schale, die sich unter der peritrophischen Membran abbildet.

Abb. 17: Station 245, Teil eines Kotballens von C. finmarchicus CV mit ganzen Schalen und Teil einer Kette (Pfeil) unter der peritrophischen Membran.

Abb. 18: a) Station 185, Teil eines Kotballens von Calanus sp. mit relativ glatter Außenseite; keine Abbildung von Diatomeen-Schalen unter der peritrophischen Membran. b) Station 275, Teil eines Kotballens von C. finmarchicus AF.

Abb. 19: a) Station 185, Teilansicht eines Kotballens von Calanus sp., Schale eines Dinoflagellaten bildet sich unter der peritrophischen Membran ab. b) Dinoflagellat von Station 185.

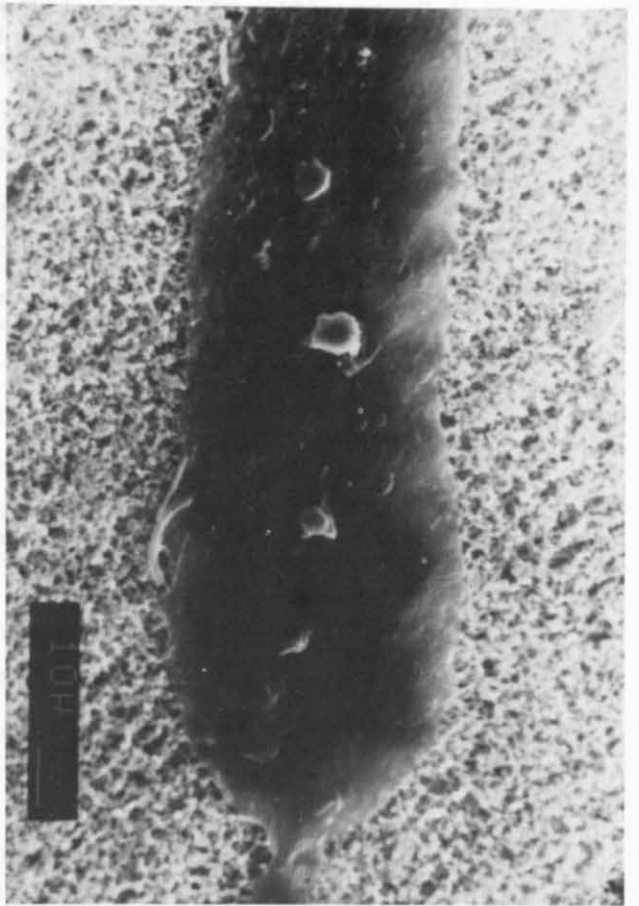


Abb. 18 a

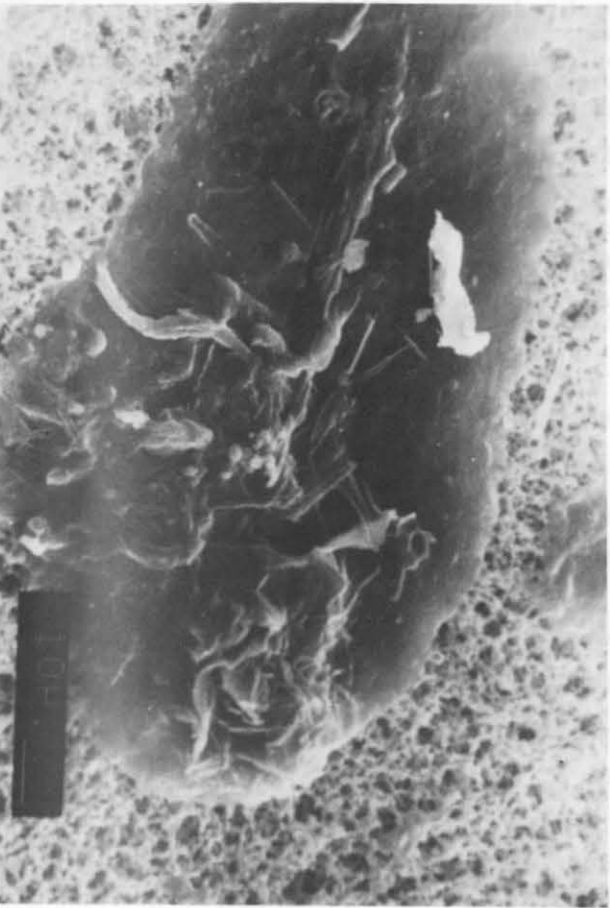


Abb. 18 b

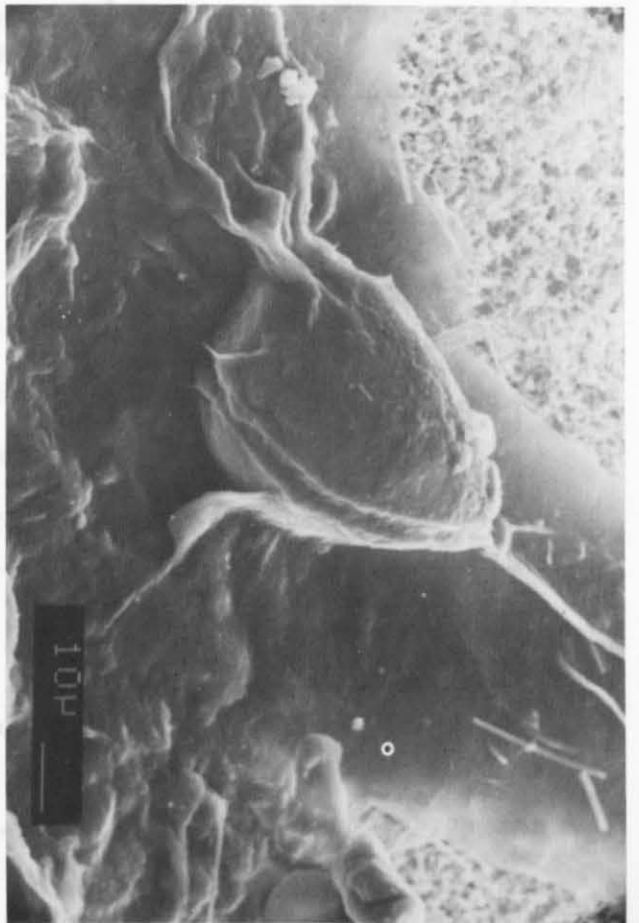


Abb. 19 a

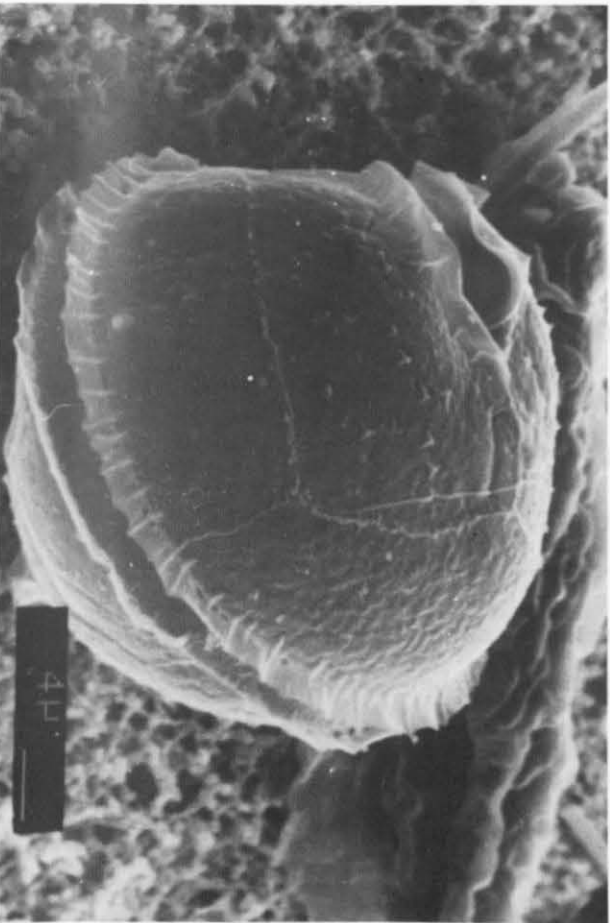


Abb. 19 b

rand-Region (B1, B2) so sind die Unterschiede augenfällig. In der MIZ mit geringem Anteil von Diatomeen am Phytoplankton fanden sich kaum hartschalige Reste in den Faeces. Die Kotballen hatten eine relativ glatte Oberfläche und waren beim Trocknungsprozeß auf Grund des hohen Wassergehaltes zusammengesunken (Abb. 18a und b). Beschaltete Dinoflagellaten bildeten sich, wenn sie gelegentlich gefressen wurden, deutlich unter der peritrophischen Membran ab (Abb. 19). Auch hier wurden die Zellen teilweise unzerkaut ingestiert.

4.5 Der Ernährungszustand der Copepoden

Um Aufschluß über den Ernährungszustand der Copepoden zu erhalten, wurden die Kohlenstoff-Gehalte und 1984 zusätzlich auf mehreren Stationen die Lipid-Gehalte bestimmt. Die Werte schwankten erheblich, eine Übersicht über die Bandbreite gibt die folgende Tab. 10:

Tab. 10: MIZEX 83 und 84. Kohlenstoff-Gehalt W und Lipid-Gehalt der Copepoden im Untersuchungsgebiet. Angegeben sind jeweils die niedrigsten und die höchsten gemessenen Werte.

Art	Kohlenstoff-Gehalt ($\mu\text{g} \cdot \text{Tier}^{-1}$)	Lipid-Gehalt ($\mu\text{g} \cdot \text{Tier}^{-1}$)
<u>C. finmarchicus</u> CV	165 - 348	61 - 254
<u>C. finmarchicus</u> AF	142 - 371	49 - 233
<u>C. glacialis</u> CV	137 - 502	116
<u>C. glacialis</u> AF	339 - 566	245 - 334
<u>C. hyperboreus</u> CIV	98 - 551	37 - 316
<u>C. hyperboreus</u> CV	306 - 1449	131 - 996
<u>C. hyperboreus</u> AF	665 - 3718	237 - 2487

Der Ernährungszustand wird im allgemeinen sowohl durch das aktuelle Nahrungsangebot als auch durch die jüngere Lebensgeschichte der Tiere bestimmt. Da für Plankter die Herkunft der Wassermasse, aus der sie stammen, von Bedeutung ist, wurden die Ergebnisse den fünf Stationsgruppen zugeordnet und geprüft (U-Test, SACHS 1984), ob sich die Tiere aus

verschiedenen Wassermassen unterschieden. Als Parameter dienten dabei neben den oben schon erwähnten Kohlenstoff- und Lipid-Gehalten der Anteil der Lipide am Trockengewicht und die C/N-Relation. Da den Copepoden die Lipide u.a. als Reservestoffe dienen, wäre zu erwarten, daß hungernde Tiere zunächst die Lipide abbauen, bevor Kohlenhydrate und Proteine als Strukturelemente angegriffen werden. Dabei würde sich auch das C/N-Verhältnis erniedrigen. Die Ergebnisse sind in Tab. 11a und b dargestellt.

Signifikante Unterschiede ergaben sich im wesentlichen auf Grund der Kohlenstoff-Gehalte zwischen den Gruppen A2 und A1 bzw. A1 und B1; in der Gruppe A1 lagen sie niedriger als jeweils in A2 und B1. Die Gruppen B1/B2 und B2/B3 unterschieden sich nicht (mit Ausnahme von C. finmarchicus AF, B1/B2).

Tab. 11a: MIZEX 83 und 84. Kohlenstoff-Gehalt W ($\mu\text{g}\cdot\text{Tier}^{-1}$), Lipid-Gehalt Lip ($\mu\text{g}\cdot\text{Tier}^{-1}$), Lipid-Anteil am Trockengewicht Lip% (%) und C/N-Verhältnis der Copepoden C/N in den verschiedenen Stationsgruppen. Angegeben sind die Mittelwerte; weitere statistische Details siehe Tab. E im Anhang. Calanus glacialis kam nur auf Stationen der Gruppen A1 und A2 in nennenswerten Mengen vor.

Art	Param.	Stationsgruppe				
		A 2	A 1	B 1	B 2	B 3
C. finm. CV	W	271	190	297	263	315
	Lip	-	135	136	172	240
	Lip%	-	36	28	35	42
	C/N	6,86	7,07	7,72	6,84	6,79
C. finm. AF	W	330	211	293	215	260
	Lip	-	100	178	130	85
	Lip%	-	24	33	40	18
	C/N	7,53	7,10	7,01	6,60	5,36
C. glac. CV	W	465	142	-	-	-
	Lip	116	-	-	-	-
	Lip%	16	-	-	-	-
	C/N	6,91	6,04	-	-	-
C. glac. AF	W	549	428	-	-	-
	Lip	-	290	-	-	-
	Lip%	-	32	-	-	-
	C/N	5,37	6,30	-	-	-
C. hyp. CIV	W	551	98	296	386	337
	Lip	-	-	168	221	-
	Lip%	-	-	36	36	-
	C/N	9,98	5,43	7,66	8,53	6,36
C. hyp. CV	W	1179	352	904	976	825
	Lip	-	145	389	480	744
	Lip%	-	22	17	30	47
	C/N	6,75	6,24	7,70	8,39	7,49
C. hyp. AF	W	1297	1033	1976	2017	1603
	Lip	-	388	1674	572	1136
	Lip%	-	19	42	17	37
	C/N	8,68	6,01	7,69	6,92	7,01

Tab. 11b: MIZEX 83 und 84. Signifikanzniveaus für die Unterschiede zwischen den verschiedenen Stationsgruppen aus Tab. 11a (U-Test, SACHS 1984). * $\hat{=} p \leq 0,05$; ** $\hat{=} p \leq 0,01$; n.s. $\hat{=} \text{nicht signifikant}$. War in einer oder beiden der verglichenen Stationsgruppen nur ein Wert vorhanden, konnte kein Signifikanztest durchgeführt werden. Lag dieser Einzelwert aber außerhalb des Streuungsbereiches der Nachbargruppe, ist dies in der Tabelle durch ein Plus (+) kenntlich gemacht.

Art	Param.	Stationsgruppen			
		A2-A1	A1-B1	B1-B2	B2-B3
C. finm. CV	W	**	**	n.s.	n.s.
	Lip	-	n.s.	n.s.	n.s.
	Lip%	-	n.s.	n.s.	n.s.
	C/N	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
C. finm. AF	W	*	*	*	n.s.
	Lip	-	n.s.	n.s.	n.s.
	Lip%	-	n.s.	n.s.	n.s.
	C/N	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
C. glac. CV	W	n.s.	-	-	-
	Lip	-	-	-	-
	Lip%	-	-	-	-
	C/N	n.s.	-	-	-
C. glac. AF	W	*	-	-	-
	Lip	-	-	-	-
	Lip%	-	-	-	-
	C/N	n.s.	-	-	-
C. hyp. CIV	W	+	+	n.s.	n.s.
	Lip	-	-	n.s.	-
	Lip%	-	-	n.s.	-
	C/N	+	+	n.s.	n.s.
C. hyp. CV	W	*	**	n.s.	n.s.
	Lip	-	*	n.s.	+
	Lip%	-	+	+	+
	C/N	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
C. hyp. AF	W	n.s.	*	n.s.	n.s.
	Lip	-	*	n.s.	+
	Lip%	-	*	n.s.	n.s.
	C/N	n.s.	*	n.s.	n.s.

Der Kohlenstoff-Gehalt der Tiere war in fast allen Fällen ein geeigneter Parameter, um Tiere aus der Gruppe A1 von solchen aus den Nachbargruppen A2 bzw. B1 zu unterscheiden. Eine Ausnahme stellten C. glacialis CV und C. hyperboreus AF dar; bei C. glacialis CV lag der Grund allerdings in dem geringen Probenumfang. Die Tiere aus den Stationsgruppen B1, B2 und B3 unterschieden sich in ihrem Kohlenstoffgewicht nicht voneinander.

Lipid-Gehalt, Anteil der Lipide am Trockengewicht und C/N-Verhältnis waren in der Regel keine zuverlässigen Parameter zur Unterscheidung der Herkunft der Tiere aus verschiedenen Wassermassen. Allenfalls bei Calanus hyperboreus waren sie als Unterscheidungsmerkmale zwischen den Wassermassen A2/A1 bzw. A1/B1 von Bedeutung.

Nimmt man die Ergebnisse aller Stationen unabhängig von ihrer Zugehörigkeit zu bestimmten Wassermassen zusammen und setzt die Kohlenstoff- und Lipid-Gehalte der Tiere zum aktuellen Nahrungsangebot (POC gemessen im C/N-Analysator, Chl a) in Beziehung, so ergeben sich durchaus nicht immer signifikante Korrelationen:

W = Kohlenstoff-Gehalt der Tiere ($\mu\text{g} \cdot \text{Tier}^{-1}$)
Lip = Lipid-Gehalt der Tiere ($\mu\text{g} \cdot \text{Tier}^{-1}$)
POC = Partikulärer Organischer Kohlenstoff in situ,
($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$), 0-40 m integriert
Chl a = Chlorophyll a - Gehalt in situ ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$),
0-40 m integriert

C. finmarchicus CV:

W = 3,7 POC + 240, $r = 0,35$, $n = 22$, n.s.
W = 1,07 Chl a + 221, $r = 0,52$, $n = 23$, $p \leq 0,01$
Lip = 1,50 POC + 156, $r = 0,15$, $n = 14$, n.s.
Lip = - 0,023 Chl a + 166, $r = 0,01$, $n = 14$, n.s.

C. finmarchicus AF:

W = 1,63 POC + 239, $r = 0,12$, $n = 22$, n.s.
W = 0,94 Chl a + 216, $r = 0,40$, $n = 23$, $p \leq 0,05$
Lip = - 1,31 POC + 140, $r = 0,09$, $n = 9$, n.s.
Lip = - 0,71 Chl a + 160, $r = 0,32$, $n = 9$, n.s.

C. glacialis CV:

W = 69,5 POC + 152, $r = 0,89$, $n = 5$, $p \leq 0,05$
W = 4,67 Chl a + 182, $r = 0,87$, $n = 6$, $p \leq 0,05$

C. glacialis AF:

W = 40,3 POC + 374, r = 0,69, n = 8, p < 0,05
W = 1,51 Chl a + 448, r = 0,44, n = 8, n.s.

C. hyperboreus CIV:

W = 5,39 POC + 304, r = 0,25, n = 12, n.s.
W = 2,34 Chl a + 253, r = 0,46, n = 12, n.s.
Lip = -14,1 POC + 303, r = 0,61, n = 6, n.s.
Lip = - 2,87 Chl a + 292, r = 0,68, n = 6, n.s.

C. hyperboreus CV:

W = 85,3 POC + 411, r = 0,67, n = 15, p < 0,01
W = 13,9 Chl a + 436, r = 0,75, n = 16, p < 0,001
Lip = 102 POC + 19,2, r = 0,88, n = 10, p < 0,001
Lip = 10,2 Chl a + 151, r = 0,68, n = 10, p < 0,05

C. hyperboreus AF:

W = 129 POC + 1009, r = 0,58, n = 19, p < 0,01
W = 19,4 Chl a + 1145, r = 0,49, n = 19, p < 0,05
Lip = 98,8 POC + 378, r = 0,60, n = 9, p < 0,05
Lip = 7,56 Chl a + 664, r = 0,27, n = 9, n.s.

Insbesondere der Lipid-Gehalt korrelierte mit Ausnahme von C. hyperboreus CV nicht gut mit der Höhe des Futterangebotes. Bei den CIV-Stadien der gleichen Art korrelierte auch der Kohlenstoff-Gehalt mit keinem der beiden Parameter POC und Chl a, während bei allen anderen untersuchten Tieren mindestens einer der beiden Parameter mit dem Kohlenstoff-Gehalt korreliert war. In diesem uneinheitlichen Bild drückt sich die Tatsache aus, daß Kohlenstoff- und Lipid-Gehalt dieser Zooplankter von beiden Faktoren, Nahrungsangebot und Lebensgeschichte, abhängig waren.

4.6 Auswirkungen der Nahrungsaufnahme auf Phytoplankton-Biomasse und Primär-Produktion

Die zuvor beschriebenen Meßergebnisse zur Ingestion von Calanus spp. ermöglichten es, unter Zuhilfenahme von Daten zur Zooplanktonverteilung und Primär-Produktion zu berechnen, wieviel diese Tiere von der Phytoplankton-Biomasse bzw. der täglichen Primär-Produktion weggefressen hatten. Wie bereits oben erwähnt, konnten jeweils nur für solche Arten und Stadien die Ingestionsraten bestimmt werden, die auf den Stationen in für Freßexper-

Tab. 12: MIZEX 84. Verlust an Primär-Produktion PP in der euphotischen Zone und an Biomasse (POC, gemessen im C/N-Analysator) in den oberen 40 m auf Grund Wegfraßes durch Calanus spp. aus den oberen 100 m der Wassersäule; Angaben in (%). Die Tiefe der euphotischen Zone D_E (m) wurde mit Hilfe einer Secchi-Scheibe bestimmt (Secchi-Tiefe $\cdot 2,7 = D_E$). *: Werte für 20 m bzw. 19 m, da die Wassersäule nicht tiefer beprobt wurde.

Stationsgruppe	Station	D_E	PP-Verlust	POC-Verlust
A 2	245	27	2	◀ 0,5
	296	22	◀ 0,5	◀ 0,5
	297	22	◀ 0,5	◀ 0,5
	298	19	◀ 0,5	◀ 0,5
	\bar{x}		1 ± 1	
A 1	229	57	◀ 0,5	◀ 0,5
	253	60	6	1
	283	39	6	◀ 0,5
	\bar{x}		4 ± 2	
B 1	182	41	10	◀ 0,5
	198	52	5	◀ 0,5
	214	30	14	1*
	223	45	16	◀ 0,5
	260	30	2	◀ 0,5
	264	30	8	◀ 0,5
	291	19	65	1*
	304	33	◀ 0,5	◀ 0,5
	\bar{x}		15 ± 20	
B 2	185	33	2	◀ 0,5
	188	14	19	1
	224	27	36	1
	225	22	62	2
	277	35	4	◀ 0,5
	294	19	5	◀ 0,5
	\bar{x}		21 ± 22	
B 3	190	27	3	◀ 0,5
	203	22	3	◀ 0,5
	275	27	2	◀ 0,5
	\bar{x}		$3 \pm 0,4$	

mente ausreichender Anzahl vorkamen. Die fehlenden Werte wurden wie folgt gewonnen: Für C. finmarchicus wurden die Raten anhand der für das Untersuchungsgebiet gefundenen Beziehung zwischen Nahrungsangebot und Nahrungsaufnahme berechnet (s. Kapitel 4.3.1.1); für C. glacialis und C. hyperboreus wurden die Ergebnisse nach den Stationsgruppen A1-B3 geordnet und dann gemittelt. So standen für jede Station die erforderlichen Ingestionsraten aller untersuchten Stadien (C. finmarchicus CV + AF, C. glacialis CV + AF, C. hyperboreus CIV, CV + AF) zur Verfügung (siehe Tab. 12). Der Anteil der

Primär-Produktion, der von den Tieren direkt wieder weggefressen wurde, reichte von knapp über 0% bis 65%, lag aber in der Regel unter 20%. Besonders niedrig lagen die Werte mit durchschnittlich 1% in der ostgrönländischen Polynya (A2). An den übrigen Stationen im Ostgrönland-Strom (A1) lagen sie ebenfalls nur bei 4%. Das meiste wurde in der unmittelbaren Eisrandzone (B1 und B2) weggefressen (15% bzw. 20%). Im am stärksten vom Atlantischen Wasser beeinflussten Bereich (B3) sank der Anteil wieder auf 3%. Der Einfluß der Freßaktivität auf in-situ POC war überall verschwindend gering; bei Maximalwerten von 2% kann er vernachlässigt werden.

Tab. 12 gibt noch keine Auskunft darüber, worauf die Unterschiede im Verlust der Primär-Produktion zurückzuführen sind. Daher werden im folgenden die Primär-Produktion, die Zooplankton-Dichte und die Ingestionsraten nach Stationsgruppen geordnet einander gegenübergestellt.

Tab. 13: MIZEX 84. Gegenüberstellung von Primär-Produktion PP ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) (euphotische Zone integriert), Zooplankton-Dichte D ($\text{Tiere} \cdot \text{m}^{-2}$) (0-100 m integriert) und Ingestionsrate I_2 ($\mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$) (Volumen aus Coulter Counter Messungen in Kohlenstoff umgerechnet) für jede Stationsgruppe. Angegeben sind jeweils die Mittelwerte.

Stations- gruppe	Wegfraß an PP (%)	PP	D	I_2
A 2	1	635	C. finm. CV 437 AF 78 C. glac. CV 177 AF 152 C. hyp. CIV 156 CV 242 AF 116 Summe 1138	0,91 3,62 1,81 0 4,08 5,28 8,49
A 1	4	106	C. finm. CV 4156 AF 1059 C. glac. CV 12 AF 66 C. hyp. CIV 1280 CV 760 AF 385 Summe 7684	0 0,17 0 0 2,70 0,28 0,09
B 1	15	269	C. finm. CV 6639 AF 1820 C. glac. CV 133 AF 35 C. hyp. CIV 3938 CV 198 AF 168 Summe 12807	1,84 2,45 - - 1,61 4,49 4,54
B 2	21	288	C. finm. CV 7941 AF 1822 C. glac. CV 92 AF 5 C. hyp. CIV 1593 CV 177 AF 87 Summe 11714	4,70 4,30 - - 2,69 0,61 0,93
B 3	3	309	C. finm. CV 6266 AF 2467 C. glac. CV 85 AF 22 C. hyp. CIV 1139 CV 142 AF 14 Summe 10089	0,92 0,82 - - 0,50 5,26 0,73

Wie die Zahlen zeigen, lag die Primär-Produktion in der ostgrönländischen Polynya (A2) sehr hoch, die Zooplankton-Dichte dagegen sehr niedrig. Daher wurde trotz relativ hoher Ingestionsraten nur wenig von der Primär-Produktion konsumiert. Im eisbedeckten Gebiet des Ostgrönland-Stroms (A1) war zwar die Primär-Produktion wesentlich niedriger, die Nahrungsaufnahme jedoch auch, so daß sich die höhere Zooplankton-Dichte nicht wesentlich auswirkte.

Anders war die Lage im Eiskantenbereich (B1-B3). In allen drei Stationsgruppen waren sowohl Primär-Produktion als auch Zooplankton-Dichte jeweils ähnlich hoch. Den Unterschied machten hier die Ingestionsraten aus, insbesondere bei Calanus finmarchicus CV und AF, die am stärksten vertreten waren. In der Stationsgruppe B3 lagen sie unter $1 \mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$, während sie in B2 über $4 \mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ und in B1 um $2 \mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ betrugen. Nur in B1 war C. hyperboreus CIV besonders stark vertreten. In den anderen Gebieten waren C. hyperboreus und C. glacialis auf Grund ihrer geringen Häufigkeit nicht wesentlich am Wegfraß der Primär-Produktion beteiligt.

5. DISKUSSION

Das zentrale Anliegen der hier dargelegten Untersuchungen ist es zu klären, welche Bedeutung den Mitgliedern der Gattung Calanus im Nahrungsgefüge eines arktischen Meeresgebietes, nämlich der Framstraße, zukommt. Dafür ist es zunächst einmal wichtig zu wissen, welche Nahrungsbedingungen die Tiere in situ vorfinden, bevor man ihr Verhalten in Bezug auf die Nahrungsaufnahme beurteilen kann. Aus diesem Grund wird im folgenden die Diskussion der Verteilung der partikulären Substanz im Untersuchungsgebiet der Betrachtung der Ingestionsraten von Calanus spp. vorangestellt. Danach werden Aspekte der Nahrungsselektion und des Ernährungszustandes der Tiere diskutiert und abschließend eine Gesamtbetrachtung des Ökosystems vorgenommen. Die Diskussion wird eingeleitet mit einer kritischen Betrachtung der Untersuchungsmethoden.

5.1 Die Untersuchungsmethoden und ihre Grenzen

Die Messungen zur Verteilung des Sestons im Meerwasser wurden an Proben durchgeführt, die mit großen 30-l-Wasserschöpfern gewonnen worden waren. Da vom Schließen der ersten Flasche bis zum Abzapfen der Proben an Bord nur ca. 10 min vergingen, kann man davon ausgehen, daß das feine partikuläre Material zwischen 2 und 45 μm Größe, das hier untersucht wurde, in der Schöpferflasche noch nicht sedimentiert war und die entnommenen Unterproben repräsentativ sind. Ein Vorteil des großen Volumens von 30 l ist, daß man Proben für sämtliche Biomasse-Parameter und gleichzeitig genügende Mengen von Inkubationswasser für Versuche aus derselben Flasche entnehmen kann und somit eine zuverlässige Basis für Vergleiche der verschiedenen Parameter miteinander erhält.

Die Probennahme-Strategie sah sechs Standardtiefen vor. Das hat den Vorteil, daß man verschiedene Stationen besser miteinander vergleichen kann, als wenn die Probennahme-Tiefen jeweils anhand der örtlichen Situation festgelegt worden wären. Allerdings wäre eine bessere vertikale Auflösung insbesondere in den oberen 50 m wünschenswert gewesen, was jedoch aus Zeitgründen nicht möglich war. Vor allen Dingen im Hinblick darauf, daß das Plankton im Meer nicht gleichmäßig, sondern fleckenhaft verteilt ist

("patchiness", PARSONS et al. 1984), muß die Probennahme räumlich so eng wie möglich erfolgen. In den letzten zwei Wochen der Expedition 1984 kam ein in situ Fluorometer zum Einsatz, mit dem mehrmals schmale, nur 1-2 m dicke Schichten erhöhter Fluoreszenz in den oberen 20 m nachgewiesen werden konnten (HIRCHE, unveröffentlicht). Diese wurden meistens nicht mit den Messungen in den Standard-Probennahme-Tiefen erfaßt. In diesen Fällen wurden dann zusätzliche Proben aus der Schicht verstärkter Fluoreszenz genommen. Da auf den meisten Stationen aber das Fluorometer nicht zur Verfügung stand, sind sicherlich ähnlich erhöhte Konzentrationen von Phytoplankton auf anderen Stationen nur gelegentlich erfaßt worden. Vergleichbare Überlegungen gelten für die Horizontalverteilung der gemessenen Parameter, denn die Stationen lagen zwischen 5 und 35 Seemeilen auseinander. Daher sind die Messungen geeignet, einen guten Überblick über die großräumige Verteilung des Sestons zu geben, nicht jedoch, um "patchiness" im kleinskaligen Bereich zu beschreiben.

Messungen des Seston-Gehaltes mit einem elektronischen Partikelzählgerät wie dem Coulter Counter liefern schnell Ergebnisse und ermöglichen eine Aufsplitterung in Größenklassen (SHELDON & PARSONS 1967); die Partikel selber werden bei der Messung kaum beeinflusst (FLOS 1984). Auf Grund der Schnelligkeit der Messungen können problemlos Parallelmessungen an der gleichen Probe vorgenommen und damit die statistische Genauigkeit erhöht werden. Ein Nachteil besteht darin, daß man keinerlei Information über die Natur der Partikel erhält. Außerdem wird immer nur ein Ausschnitt aus dem Größenspektrum gemessen, im vorliegenden Fall 2 bis 45 µm Partikeldurchmesser. Aus diesen Gründen sind parallel genommene Proben zur Phytoplankton-Artenverteilung und zum Chl a- und POC-Gehalt (GRADINGER 1986) eine sinnvolle Ergänzung, da sie eine weitergehende Interpretation ermöglichen.

Bei Zooplanktonfängen mit Nansen-, Bongo- oder Multinetz sind mehrere Punkte zu beachten. Will man die Tiere anschließend für Lebendexperimente verwenden, muß man die Probennahme entsprechend schonend durchführen. Aus diesem Grunde wurden geschlossene Netzbecher verwendet, so daß die Tiere nicht durch ausströmendes Wasser gegen die Gaze gedrückt und verletzt werden konnten. Für quantitative Untersuchungen mit dem Multinetz (die Fänge wurden 1984 von S.L. SMITH und Mitarbeitern ausgewertet) muß man die filtrierte Wassermenge durch Strömungsmesser am Netzeingang messen oder, wie im vorliegenden Falle geschehen, eine 100%ige Filtrationseffizienz annehmen. Ein Staudruck vor der Netzöffnung und infolgedessen eine herabgesetzte

Filtrationseffizienz bildet sich meist dann aus, wenn die Maschen des Netzes durch den Fang verstopfen. Das wurde jedoch bei den Probennahmen nicht beobachtet. Es ist bekannt, daß bestimmte Zooplankter, u.a. auch Copepoden, Fluchtbewegungen ausführen können und so eventuell dem Netz entkommen (OMORI & HAMNER 1982). Bei einer Netzöffnung von 50x50 cm und einer Hievgeschwindigkeit von $0,5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ist es jedoch selbst bei so großen Copepoden wie Calanus spp. unwahrscheinlich, daß sie in größeren Mengen dem Netz ausweichen können. Insgesamt kann es nicht ausgeschlossen werden, daß durch das Ausweichverhalten der Tiere und eine nicht 100%ige Filtrationseffizienz des Netzes der Zooplanktonbestand unterschätzt wurde. Da dieser Filtrationsverlust jedoch als konstant in allen Fängen angenommen werden kann, dürften die Relationen in der Horizontalverteilung im Untersuchungsgebiet davon jedoch verhältnismäßig wenig beeinflußt worden sein.

Die Probennahmen fanden zu verschiedenen Tageszeiten statt. Von Zooplanktern ist bekannt, daß sie tagesrhythmische Vertikalwanderungen durchführen können, die in der Regel vom Tageslichtgang gesteuert werden (PARSONS et al. 1984). Während des Sommers in der Arktis sind die tagesperiodischen Schwankungen der Lichtintensität jedoch verhältnismäßig gering. Das Lichtklima wird mehr vom Wetter und der Eisbedeckung als von der Tageszeit beeinflußt (SPINNANGR 1968). Untersuchungen zur Zooplanktonverteilung in der Fram-Straße im Jahre 1983 (SMITH et al. 1985) ergaben, daß tagesperiodische Wanderungen, wenn überhaupt, nur innerhalb der oberen 120 m stattfanden. Die Daten zur Vertikalverteilung des Zooplanktons im Jahre 1984 von S.L. SMITH (unveröffentlicht) zeigen ferner, daß sich stets der größte Teil der in dieser Arbeit untersuchten Stadien von Calanus spp. unabhängig von der Tageszeit in den oberen 50 m befand. Betrachtet man die oberen 150 m, so hielten sich im Durchschnitt aller Stationen 64% der Tiere in 0-50 m auf, 26% in 50-100 m und nur 10% in 100-150 m. Dabei hatte von den drei untersuchten Calanus-Arten C. hyperboreus die größte Tendenz, sich in den oberen 50 m aufzuhalten (82% der Tiere), C. finmarchicus die geringste (58% der Tiere).

Es erhebt sich die Frage, ob alle Tiere aus den oberen 150 m im gleichen physiologischen Zustand waren, oder ob in Oberflächennähe die Tiere freßaktiv, im unteren Teil der abgefischten Wassersäule (100-150 m) dagegen inaktiv waren. Im letzteren Fall hätten inaktive Tiere die Versuchsergebnisse zur Nahrungsaufnahme verfälscht. Da diese Fragestellung nicht Teil des Untersuchungsprogramms war, liegen nur wenige Ergebnisse aus solchen

Versuchen vor, bei denen die Copepoditen nach Tiefenstufen getrennt inkubiert wurden. Die Tiefenstufe 100-150 m wurde nicht untersucht. Der einzige vorhandene Wert aus 50-100 m (Tabelle 5d) lag niedriger als die Werte aus 0-25 m oder 25-50 m. Einen weiteren Hinweis ergeben Messungen der Verdauungsenzyme Trypsin und Amylase (HIRCHE, unveröffentlicht), die an Tieren aus denselben Hols und zusätzlich an Tieren aus 200-500 m Tiefe vorgenommen wurden. Danach hatten die Tiere aus den oberen 150 m stets hohe Enzymaktivitäten, wie sie auch von HALLBERG & HIRCHE (1981) für freßaktive Weibchen der Sommerpopulation von Calanus spp. (C. finmarchicus und C. helgolandicus gemischt) im Gullmarfjord gemessen wurden. Nur in Gebieten der Framstraße mit geringem Nahrungsangebot waren die Enzymaktivitäten der Tiere aus Oberflächennähe gering. Die Tiere aus 200-500 m hatten dagegen stets niedrige Enzymaktivitäten. Daraus kann man schließen, daß der größte Teil der Tiere aus der oberen Schicht (0-150 m Tiefe) potentiell freßaktiv war und vermutlich auch in den Fütterungsexperimenten gefressen hat. Zur endgültigen Klärung dieser Frage müßten allerdings weitere Untersuchungen, getrennt nach Tiefenstufen, durchgeführt werden.

Die Inkubation ist bei Lebendversuchen immer ein kritischer Punkt. Der Anforderung, möglichst natürliche Bedingungen (Tageslicht, natürliche Zooplankton- und Seston-Konzentrationen, keine starken Veränderungen der Futter-Konzentration, große Versuchsbehälter, Turbulenz) zu schaffen, stehen häufig apparativ und meßtechnisch bedingte Erfordernisse entgegen. So muß eine signifikante Veränderung der Futter-Konzentration erreicht werden, um einen Unterschied verläßlich messen zu können. Die Behälter dürfen nicht zu groß sein, da Tiermaterial und zum Sortieren zur Verfügung stehende Zeit begrenzt sind. Die Tiere müssen konzentriert werden, da sie auf Grund der niedrigen Temperaturen vergleichsweise inaktiv sind. Die Versuchsdauer darf nicht zu lang sein, damit durch die Exkretion angeregtes Algenwachstum (ANRAKU 1964) oder Re-Ingestion von Kotballen die Ergebnisse nicht verfälschen; sie muß aber lang genug sein, um periodische Pausen im Freßvorgang von 1-3 Stunden Dauer, wie sie bei Copepoden beobachtet wurden (z.B. MARSHALL & ORR 1955, MACKAS & BURNS 1986), auszugleichen. Eine Versuchsdauer von durchschnittlich 24 h, wie sie 1983 gewählt wurde, ermöglicht ein Arbeiten mit relativ niedrigen Zooplankton-Konzentrationen. Auch höhere Konzentrationen bringen bei diesen niedrigen Temperaturen wegen der geringen Aktivität der Tiere nicht so schnell Nachteile (z.B. verletzte oder tote Tiere am Ende des Versuchs) wie bei höheren Temperaturen. Da 1984 die Stationsabfolge dichter war und die Versuche schneller aufgearbeitet werden

mußten, wurde die Versuchsdauer auf 6 h beschränkt und die Anzahl der Tiere in den Flaschen erhöht (maximal 75 C. finmarchicus oder 50 C. hyperboreus pro 1200 ml). Nachteilige Veränderungen wurden nicht beobachtet. Es wurden also die Versuchsbedingungen (siehe Kap. 3.3.1) als Kompromiß zwischen allen erwähnten Anforderungen so gewählt, daß die Versuchsbedingungen den natürlichen Bedingungen in situ so weit wie möglich ähnelten.

5.2 Das Seston in der Framstraße

Die Seston-Verteilung in der Oberflächen-Schicht der Framstraße, gemessen als Volumen der partikulären Substanz, ist in starkem Maße vom Grad der Eisbedeckung abhängig. Bei hoher Eisbedeckung, wie sie im größten Teil des EGC vorherrscht, findet man nur wenig Seston im Wasser; nur dort, wo die Eisbedeckung gegen Null geht, steigen die Konzentrationen. Damit zeigt das Seston die gleiche räumliche Verteilung wie die beiden anderen während MIZEX gemessenen Parameter, nämlich Chl a und POC (LENZ, unveröffentlicht, GRADINGER 1986). Da eine enge Korrelation des Seston-Volumens mit Chl a vorliegt (integrierte Werte 0-40 m; 1983: $\text{Seston} = 0,62 \text{ Chl } \underline{a} + 1,41$; $r=0,85$; $n=9$; 1984: $\text{Seston} = 0,38 \text{ Chl } \underline{a} + 2,36$; $r=0,84$; $n=39$) ist in der Regel der Seston-Gehalt im Wasser stark von Phytoplankton beeinflusst. So läßt sich auch leicht erklären, warum der Grad der Eisbedeckung eine so starke Auswirkung auf die Seston-Verteilung in der Framstraße hat. Das Eis, zumal es häufig noch schneebedeckt ist, verhindert wirksam den Eintritt des Lichts in die Wassersäule und damit die Primär-Produktion und den Aufbau der Phytoplankton-Biomasse (ALLEN 1971). Auch HARRISON et al. (1982) stellten bei Phytoplankton-Untersuchungen in der kanadischen Arktis fest, daß das Wachstum der Algen hauptsächlich vom Lichtangebot und außerdem von der Temperatur reguliert wird und, zumindest in der Anfangsphase, nicht von dem Nährstoffangebot.

Dort, wo das Eis im Sommer abschmilzt, nämlich im WSC und in der ostgrönländischen Küstenpolynya, setzt sofort ein heftiges Phytoplankton-Wachstum ein (SMITH et al. 1986). Das drückt sich auch in den Nährstoffkonzentrationen aus: Im eisbedeckten, Chlorophyll-armen Gebiet sind sie im Sommer deutlich höher als im eisfreien, Chlorophyll-reichen Gebiet (KATTNER, unveröffentlicht). Eine besondere Rolle kommt in diesem Zusammenhang dem Eisrandbereich zu. Hier ist die Konzentration der partikulären Substanz

(Abb. 6) und auch des Chlorophylls (GRADINGER 1986) höher als im angrenzenden eisfreien WSC. Die Eisschmelze führt infolge der Herabsetzung des Salzgehaltes zu einer Schichtung der Wassermassen. Nach dem SVERDRUP-Modell (1953) ist die Stratifizierung der Wassersäule eine notwendige Voraussetzung für ein positives Phytoplankton-Wachstum, bei dem der Produktionszuwachs die Respirationsverluste übersteigt. Im offenen Ozean findet die Stabilisierung der Wassersäule durch die Erwärmung der oberflächennahen Schicht im Frühjahr statt. An der Eiskante jedoch ist die Herabsetzung des Salzgehaltes durch die Eisschmelze für die Stratifizierung der Wassersäule in Oberflächennähe verantwortlich (z.B. NIEBAUER & ALEXANDER 1985). Wenn im Laufe der Blüte die Nährstoffkonzentrationen abnehmen, ist das Phytoplankton-Wachstum verstärkt von der Nährstoffregeneration des Zooplanktons abhängig (SMITH et al. 1985). Diese Nährstofflimitierung steht in deutlichem Gegensatz zur Situation in der Antarktis, wo die Nährstoffkonzentrationen das ganze Jahr hindurch sehr hoch sind und die Primär-Produktion durch andere Faktoren, vor allem durch das Lichtangebot im Zusammenhang mit der Stratifizierung der Wassersäule reguliert wird (RAYMONT 1980, HOLMHANSEN 1985).

Das Seston besteht jedoch nicht nur aus Phytoplankton. Heterotrophe Nanoplankter und Detritus gehören ebenfalls zu dem im Coulter Counter gemessenen Größenbereich. GRADINGER (1986) fand bei der Untersuchung des Phytoplanktons in der Framstraße auch heterotrophe Ciliaten. Nach seinen Berechnungen trugen sie stellenweise sogar noch mehr zum Gesamt-Kohlenstoff bei als das Phytoplankton; so insbesondere in den eisbedeckten Bereichen des EGC, wo die Seston-Konzentrationen allgemein sehr gering waren. Ähnliche Ergebnisse lieferten meine mikroskopischen Auswertungen der Fütterungsversuche, nach denen im EGC bis zu 70% des zellulären Kohlenstoffs im Seston von Ciliaten stammten. In der Regel lag der Anteil aber deutlich unter 50%.

Den Beitrag des Detritus zum Seston-Volumen abzuschätzen, ist sehr schwierig. Nach GRADINGER (1986) lag der berechnete Phytoplankton-Kohlenstoff (PPC) häufig um 1-2 Größenordnungen unter dem gemessenen POC. Selbst wenn man für heterotrophe Organismen noch einmal das Doppelte des PPC zum Phytoplankton-Kohlenstoff hinzurechnen würde, entfielen immer noch der größte Teil des POC auf Detritus. Das kann im Ausnahmefall so sein; während Phytoplankton-Blüten, wie sie im Untersuchungsgebiet angetroffen wurden, ist es jedoch unwahrscheinlich. Bei der Aufarbeitung der mikroskopischen Proben (eigene Beobachtungen; GRADINGER, persönliche Mitteilung) wurden nie

sehr viele Detritus-Partikel gefunden. Zur weiteren Überprüfung wurden die im Coulter Counter gemessenen Volumina nach STRATHMANN (1967) unter Benutzung seiner Gleichung für "other phytoplankton organisms" (=Nicht-Diatomeen) $\log C = 0,866 \log V - 0,46$ in Kohlenstoff umgerechnet. Der so geschätzte Kohlenstoffgehalt des Sestons erreichte zwischen 5% und 62% des gemessenen POC ($\bar{x} = 26$, $s_x = 12$, $n = 38$). Die höchsten Werte wurden auf den Stationen erreicht, auf denen der größte Teil des Phytoplanktons Diatomeen waren und demzufolge der Kohlenstoff-Gehalt anhand der obigen Gleichung überschätzt wurde. Selbst wenn man berücksichtigt, daß nicht das gesamte Seston mit dem hier gewählten Meßbereich des Coulter Counters erfaßt wurde, scheinen die geschätzten Kohlenstoff-Gehalte des Sestons doch etwas niedrig zu sein. Auch hier bringt die Anwendung der Strathmann'schen Gleichungen nicht die gewünschte Übereinstimmung. FLOS (1984) führte Messungen von POC und Volumen an Seston im Mittelmeer durch. Obwohl sein Meßbereich im Coulter Counter größer war (3-80 μm Partikel-Durchmesser), ergaben seine Umrechnungen von Volumen in Kohlenstoff anhand fünf verschiedener Gleichungen aus MULLIN et al. (1966), STRATHMANN (1967) und FERNANDEZ (1979) nur 18% bis 63% des gemessenen POC-Wertes. Entweder ist die Anwendbarkeit der Gleichungen für die vorliegenden Proben nicht gegeben, oder die POC-Werte wurden bei der Messung überschätzt. Auf jeden Fall läßt sich der Detritus-Gehalt des Sestons auf diese Weise nicht quantifizieren.

Der Vergleich verschiedener Wasserkörper in Abb. 5 und 6 zeigt im EGC und WSC verschiedene Größen-Häufigkeits-Verteilungen im Seston. Der wesentliche Unterschied ist das Fehlen kleiner Partikel bis 7 μm Durchmesser in der ostgrönländischen Küstenpolynya, während große Partikel in der Polynya und MIZ gleichermaßen gefunden werden. Auch die Gesamtmengen des Sestons sind, von der Packeiszone abgesehen, größenordnungsmäßig gleich. Die Größen-Häufigkeits-Verteilung des Sestons spiegelt unterschiedlich strukturierte Phytoplankton-Gemeinschaften wider, wie ein Blick in die Utermöhl-Proben (Tab. 7) zeigt. 96% der Phytoplankter auf Station 245 gehören zu den Diatomeen und nur 2% zu den Flagellaten. Umgekehrt stellen auf Station 260 die Diatomeen 11% und die Flagellaten 84%. Auch nach GRADINGER (1986) dominieren in der Polynya die Diatomeen und am Eisrand die Flagellaten. Letztere sind meistens kleiner als 10 μm ; die Diatomeen, neben Chaetoceros spp. vornehmlich die kettenbildenden Fragilaria spp. und Thalassiosira spp., messen 10-30 μm im Durchmesser. Auch das Verhältnis von POC zu Seston-Volumen liegt auf Station 260 (viele Flagellaten) gut 1,5 mal höher als auf Station 245 (viele Diatomeen). Diatomeen haben auf Grund ihrer großen Vakuole ein

geringeres Kohlenstoff/Volumen-Verhältnis als andere Phytoplankter (STRATHMANN 1967).

1983 wurden auf dem Framstraßen-Schnitt im Gegensatz zu 1984 keine Unterschiede in der Größen-Häufigkeits-Verteilung des Sestons gefunden, obwohl die Dominanzverhältnisse von Diatomeen und Flagellaten denen des Jahres 1984 glichen (Tab. 7). Betrachtet man die Gruppe der Diatomeen jedoch näher (Tab. 8), wird der Grund für diese Diskrepanz klar. 1983 bestanden die Diatomeen vornehmlich aus relativ kleinzelligen Chaetoceros spp., 1984 aus den schon oben erwähnten größeren Arten. Daher lassen sich 1983 die unterschiedlichen Phytoplankton-Strukturen nicht im Größen-Häufigkeitsdiagramm des Sestons wiederfinden. Die Phytoplankton-Gemeinschaften unterschieden sich also nicht nur in Polynya und Eisrandzone, sondern auch in der Polynya 1983 und 1984. Wie kann man diesen Umstand erklären? Dazu muß man berücksichtigen, daß das gewonnene Bild des Phytoplanktons ja nur eine Momentaufnahme aus einer kontinuierlich fortschreitenden Entwicklung darstellt. Einige Tage oder Wochen später hätten wir mit Sicherheit ein anderes Bild vorgefunden. MARGALEF (1958) entwickelte ein dreistufiges Sukzessionsmodell für Phytoplankton. GUILLARD & KILHAM (1977) modifizierten es und paßten es für arktische Temperaturen an. Danach beginnt die Frühjahrsblüte mit der Entwicklung von Thalassiosira gravida und T. nordenskiöldii, wie sie auch auf Station 245 angetroffen wurden. Erst mit Erwärmung des Oberflächenwassers gewinnt Chaetoceros socialis an Bedeutung und der Thalassiosira-Bestand nimmt ab, ein Zustand, wie er auf Station 60 auch gefunden wurde. Es spricht also einiges dafür, daß wir es hier mit zwei unterschiedlichen Sukzessions-Stadien in der Planktonblüte zu tun hatten. 1983 wurde die Polynya-Station 60 am 15. Juli angefahren, Station 245 im Jahr darauf bereits am 30. Juni. Außerdem hatte sich im Jahr 1983 das Eis relativ früh und sehr weit nach Norden zurückgezogen, und auch die Küstenpolynya hatte sich früher als sonst geöffnet (STRÜBING, pers. Mitteilung). Die Planktonblüte konnte demnach früher einsetzen. Natürlich ist auch immer die Interaktion mit den Herbivoren bei einer Phytoplankton-Entwicklung zu berücksichtigen. Dieser Aspekt soll jedoch in einem späteren Kapitel ausführlich diskutiert werden.



5.3 Die Nahrungsaufnahme von Calanus spp.

Nahrungsuntersuchungen an herbivoren Copepoden werden schon seit vielen Jahren durchgeführt. Mit ein Grund dafür ist sicherlich die Tatsache, daß Copepoden, insbesondere die Calanoidea, zusammen mit anderen planktischen Crustaceen den weitaus größten Teil der Sekundärproduzenten im Pelagial ausmachen (PARSONS et al. 1984). Das verleiht ihnen eine Schlüsselstellung im Materie- und Energiefluß vom Phytoplankton zu höheren trophischen Stufen des Ökosystems. So berichtete schon DAKIN (1908), daß er im Darm von Calanus finmarchicus neben Mikroalgen und Peridineen im wesentlichen Kieselalgen gefunden habe. Auch BEKLEMISHEV (1954) betont die vornehmlich herbivore Lebensweise von Calanus spp. und Eucalanus bungii im Nordpazifik, wobei wiederum Diatomeen in der Nahrung dominieren. In wärmeren Gebieten verlieren die Diatomeen aber auf Grund ihres geringeren Vorkommens an Bedeutung als Futter für die Herbivoren (RAYMONT 1983).

Bei dem Versuch, die Nahrungsaufnahme zu quantifizieren, stellte man schon sehr bald fest, daß die Futterkonzentration einen wesentlichen Einfluß auf die ingestierte Nahrungsmenge hat. Es wurden verschiedene Modelle entwickelt, die die Relation zwischen angebotenem und aufgenommenem Futter beschreiben. So durchläuft nach MULLIN (1963) und CONOVER (1966a) die Ingestionsrate mit steigender Nahrungskonzentration eine Maximumskurve. RICHMAN (1966) und FROST (1972) entwickelten lineare Modelle mit zwei Abschnitten, in denen zunächst die Ingestionsrate proportional zum Nahrungsangebot zunimmt und dann, nach Überschreiten einer bestimmten Zellkonzentration, auf einem hohen Niveau verharret. Diese Zellkonzentration nannte FROST (nach McMAHON & RIGLER 1963) die "Kritische Konzentration" C_c . Sowohl C_c als auch die Höhe der zugehörigen Ingestionsrate sind von der Art des Futters abhängig. Dieser Anstieg der Ingestionsrate mit steigendem Nahrungsangebot und zum Teil auch das Erreichen einer "Kritischen Konzentration" wurde bei Versuchen unter Labor- und auch in-situ Bedingungen immer wieder von verschiedenen Autoren beobachtet (z.B. HUNTLEY 1981, BARTHEL 1983, ARASHKEVICH & DRITS 1984, SCHNACK 1985). Auch in der vorliegenden Untersuchung konnte dieses Verhalten für Calanus finmarchicus nachgewiesen werden. Die Beziehung zwischen gewichtsspezifischer Ingestionsrate und Nahrungsaufnahme war, für das gesamte Untersuchungsgebiet betrachtet, bei CV-Stadien und Weibchen hoch signifikant, obwohl das Phytoplankton (= Futter), wie wir bereits gesehen haben, in verschiedenen Teilen der Framstraße sehr unterschiedlich zusammengesetzt war und somit unterschiedliche Nahrungsbedingungen herrsch-

ten. Offensichtlich war primär die Menge des angebotenen Kohlenstoffs und nicht dessen Herkunft wesentlich.

Es gibt zwei Stationen, die nicht in das oben beschriebene Bild passen und die zur Berechnung der Regressionsgeraden auch nicht herangezogen wurden. Da auf diesen beiden Stationen (264 und 287) keine mikroskopischen Proben aus den Freißversuchen existieren, kann über das Artenspektrum im Futter nichts direkt ausgesagt werden. GRADINGER (1986) fand in seinen Utermöhl-Proben auf Station 264 hohe Konzentrationen der Haptophyceae Phaeocystis pouchetii ($319.000 \text{ Zellen} \cdot \text{dm}^{-3}$ in 5 m Tiefe, $63.700 \text{ Zellen} \cdot \text{dm}^{-3}$ in 20 m Tiefe). Auf keiner anderen der 16 untersuchten Stationen waren die Konzentrationen (5 m und 20 m addiert) so hoch. Station 287 wurde von ihm nicht untersucht. P. pouchetii wird von verschiedenen Autoren als für Copepoden ungeeignetes Futter angesehen, da der gallertartige Schleim der Kolonie die Mundwerkzeuge verklebt (MARTENS 1980, DAGG et al. 1982, SCHNACK 1983). WEISSE (1983) dagegen fand, daß Acartia spp. und Temora longicornis in der Nordsee P. pouchetii gut fressen. HUNTLEY (pers. Mitteilung) beobachtete kürzlich bei Fütterungsversuchen in Tromsø, in denen hungrigen Calanus sp. P. pouchetii angeboten wurde, daß bereits nach 5 min eine Grünfärbung des Darms zu erkennen war. Auch im Rahmen einer kürzlich am Institut für Meereskunde in Kiel durchgeführten Semesterarbeit wurde beobachtet, daß Weibchen von C. glacialis und C. hyperboreus P. pouchetii fressen (DIEL, pers. Mitteilung). Sowohl HUNTLEY als auch DIEL und Mitarbeiter boten den Tieren nur Phaeocystis als Futter an, so daß den Copepoden nur die Wahl blieb, diese Algen oder gar nichts zu fressen. In meinen Versuchen dagegen wurden die Tiere mit einem Gemisch verschiedener Algen und anderer Partikel gefüttert. Auf den Stationen 60, 70 und 260 gehörte auch P. pouchetii zu diesem Futter. Die Konzentrationen dieser Algenart lagen ca. 2 Größenordnungen unter denen von GRADINGER (1986) auf Station 264. Auf Station 260, wo ein direkter Vergleich möglich ist, lagen meine Werte um eine Größenordnung unter denen von GRADINGER. Das hängt damit zusammen, daß das Seewasser für die Fütterungsversuche vor der Inkubation zur Entfernung von Zooplankton durch $100\mu\text{m}$ -Gaze filtriert wurde. Dabei blieb sicherlich ein Großteil der Phaeocystis-Kolonien zurück. P. pouchetii wurde an den drei oben genannten Stationen (mit einer Ausnahme) von Calanus spp. nicht gefressen. Andererseits wurden auch keine erniedrigten Gesamt-Ingestionsraten auf diesen Stationen gemessen. Es bedarf also weiterer Untersuchungen, um zu klären, ob und gegebenenfalls ab welcher Konzentration sich P. pouchetii in der Arktis nachteilig auf die Ernährung von Calanus spp. auswirkt. GRA-

DINGER (1986) erwähnt z.B., daß die pennate Diatomee Nitzschia closterium in großer Zahl auf Phaeocystis-Kolonien siedelt. Möglicherweise stellt ja, wenn schon nicht Phaeocystis, dann doch die darauf siedelnde Nitzschia eine Nahrungsquelle für Copepoden dar. Die Tiere könnten durchaus in der Lage sein, die Nitzschia-Zellen selektiv von der Außenseite der Phaeocystis-Kolonien abzufressen. Daß Copepoden keine rein mechanischen Filtrierer sind, wie es lange Zeit vermutet wurde, ist inzwischen hinlänglich bekannt. KOEHL & STRICKLER (1981) und PAFFENHÖFER et al. (1982) konnten durch direkte Beobachtung nachweisen, daß Copepoden einzelne Zellen gezielt einfangen und mit den Mundwerkzeugen in die richtige Stellung für die Ingestion bringen können. Diese Möglichkeit kann im vorliegenden Falle zumindest nicht ausgeschlossen werden.

Die Ingestionsraten, die in der arktischen Framstraße gemessen wurden, sind im Vergleich zu solchen aus gemäßigten Zonen sehr niedrig. Während z.B. PAFFENHÖFER (1971) für Calanus helgolandicus AF aus Laborversuchen bei 15°C eine Ingestion von 28-85% des Körpergewichtes pro Tag auf Kohlenstoffbasis bei Algenkonzentrationen von 36-101 $\mu\text{gC}\cdot\text{dm}^{-3}$ berechnete, liegen die Werte hier in der Regel um 1% Körper- $\text{C}\cdot\text{d}^{-1}$ mit Maximalwerten von 5-7% Körper- $\text{C}\cdot\text{d}^{-1}$ bei insgesamt höheren Futterkonzentrationen (siehe Tab. 5). Dieses niedrige Niveau scheint jedoch typisch für polare Gebiete zu sein, denn andere Autoren haben ähnlich niedrige Werte gefunden. PERUYEVA (1984) untersuchte C. glacialis CIV im Weißen Meer und errechnete auf der Basis des Brennwertes (Kalorien) aus der Darmfüllung tägliche Ingestionsraten von 6-9% für Tiere aus 12-30 m und ca. 1% für Tiere aus 30-75 m. Sie führte die unterschiedlichen Ingestionsraten in den beiden Wasserschichten auf Unterschiede in der Wassertemperatur (9,3°C oben, 2,0°C unten) und in den Nahrungsbedingungen zurück. TANDE & BAMSTEDT (1985) untersuchten die Darmfluoreszenz von C. glacialis und C. finmarchicus aus den oberen 50 m in der Barents-See östlich von Spitzbergen und berechneten folgende Ingestionsraten in % Körper- $\text{C}\cdot\text{d}^{-1}$: C. glacialis CIV 1,9-4,5; C. glacialis CV 0,8-13,9; C. glacialis AF 0,5-53,8; C. finmarchicus CV 0,5-16,8; C. finmarchicus AF 2,8-32,0. Eine Korrelation zwischen in-situ Chlorophyll-Gehalt und Darmfluoreszenz konnte dabei nicht festgestellt werden. Nach Laborversuchen von ARASHKEVICH & DRITS (1984) liegen Maximalwerte für C. glacialis CIV bei 13-15% $\cdot\text{d}^{-1}$ auf Brennwert-Basis, wobei die Versuchstemperatur aber zwischen 10°C und 12°C lag. SCHNACK et al. (1985) schließlich kamen bei Versuchen mit antarktischen Copepoden auf Ingestionsraten von 2-6% Körper- $\text{C}\cdot\text{d}^{-1}$ für Rhincalanus gigas (mit 500 $\mu\text{gC}\cdot\text{Tier}^{-1}$ in etwa so schwer wie C. glacialis CV

und AF) und 5-16% Körper-C·d⁻¹ für Calanoides acutus, Metridia gerlachei und Calanus propinquus (mit 140, 160 bzw. 220 µgC·Tier⁻¹ etwas leichter als C. finmarchicus). Die Versuchstemperatur lag bei 0°C. PERUYEVA (1984) und ARASHKEVICH & DRITS (1984) betonten, daß tägliche Ingestionsraten von 6-9% bzw. 13-15% für Stoffwechsel und Wachstum ausreichend hoch waren; nach PERUYEVA (1984) war 1%·d⁻¹ für die Tiere aus 30-75 m aber nicht ausreichend, um den Stoffwechselbedarf zu decken. SCHNACK et al. (1985) berechneten für R. gigas und C. acutus ein geringes, für M. gerlachei und C. propinquus ein deutlich höheres Wachstum.

Liegen entsprechende Meßwerte vor, kann man mit der Gleichung $G = AR - T$ (PARSONS et al. 1984; G = Wachstum; A = assimiliierter Anteil der Nahrung; R = ingestierte Nahrung; T = Respiration; jeweils in Kohlenstoff-Einheiten) überprüfen, ob die gemessenen Ingestionsraten neben der Deckung des Stoffwechsels eventuell auch ein Wachstum ermöglichen. Der Sauerstoff-Verbrauch der Tiere in der Framstraße wurde nicht gemessen. Die gewichtsspezifische Respiration ist jedoch abhängig vom Körpergewicht des Individuums (z.B. IKEDA 1970, 1985) und der Umgebungstemperatur und kann anhand einer Gleichung berechnet werden. IKEDA (1985) entwickelte aus Respirationmessungen an Zooplankton aus verschiedenen Stämmen, mit unterschiedlichen Gewichten und bei unterschiedlichen Temperaturen die Gleichung $\ln(y) = 0,5254 + 0,8354 \ln(x_1) + 0,0601 x_2$, die die Beziehung zwischen Respiration y (µlO₂·Tier⁻¹·h⁻¹), Körpergewicht x₁ (mgC·Tier⁻¹) und Temperatur x₂ (°C) beschreibt. Rechnet man die Respiration mit einem mittleren RQ von 0,85 (z.B. PROSSER 1961) in Kohlenstoff-Äquivalente um, kann man sie als % Körper-C·d⁻¹ ausdrücken. Danach ergeben sich für Minimal- und Maximalwerte der Körpergewichte aus Tab. 10 (98 und 3718 µgC·Tier⁻¹) bei 0°C als Durchschnitts-Temperatur Respirationsraten von 2,5 respektive 1,4% Körper-C·d⁻¹. BÄRMSTEDT & TANDE (1985) bestimmten den Sauerstoff-Verbrauch von frischgefangenen C. glacialis CIV, CV und AF aus der Barents-See bei -1,8°C und berechneten, daß er 0,8-1,3% Körper-C·d⁻¹ beträgt. Nach IKEDAs obiger Gleichung hätten sich allerdings mit den angegebenen Körpergewichten 1,8-2,1% Körper-C·d⁻¹ ergeben, im Durchschnitt das 1,9fache. Nimmt man die nach IKEDA berechneten Respirationsraten, bedeutet das, daß die Tiere in weiten Teilen der Framstraße am Rande des Existenzminimums leben, selbst wenn man die Assimilationseffizienz mit 100% ansetzt (A = 1,0 in $G = AR - T$). Nur dort, wo sich die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons gerade voll entfaltet, steht den Tieren auch genügend Nahrung für Wachstum und Reproduktion zur Verfügung. Halbiert man die Respirationsraten analog zu den

Ergebnissen von BÄMSTEDT & TANDE (1985), gibt es immer noch Bereiche in der Framstraße, vor allen Dingen die eisbedeckten, in denen die Tiere nahrungs-limitiert sind. Möglicherweise führt aber gerade hier die Anwendung von IKEDAs Gleichung zu einer Überschätzung des Sauerstoff-Verbrauchs. Nicht-fressende Copepoden reduzieren nach GAUDY (1974) und ABOU DEBS (1984) ihre Respiration und sparen so Stoffwechselenergie ein. CONOVER & COTA (1985) dagegen konnten das bei ihren Versuchen mit arktischen Copepoden nicht nachweisen. Die Fähigkeit zur Stoffwechsel-Reduzierung wäre aber für die Tiere zweifellos von Vorteil, da sie dadurch Hungerperioden besser überstehen könnten. Zwei weitere Aspekte müssen in diesem Zusammenhang beachtet werden. Calanus spp. ist zwar vornehmlich herbivor, kann jedoch wahrscheinlich auch kleinere Zooplankter fressen. PERUYEVA (1977) untersuchte den Darminhalt von C. glacialis CIV aus dem Weißen Meer und fand neben Schalen von Diatomeen auch Überreste von Nauplien und CI- und CII-Stadien von Harpacticoiden und Calanoiden. Auch CORNER et al. (1974) berichteten, daß sich Calanus spp. im Winter teilweise carnivor ernährt. Ferner wurden, wie schon oben berichtet, gelegentlich hohe Phytoplanktonkonzentrationen in eng begrenzten Schichten angetroffen. Wenn die Tiere in der Lage sind, sich beim Fressen auf diese Schichten zu konzentrieren, und ansonsten auch Mikrozooplankton auszunutzen, dürfte das Nahrungsangebot gar nicht so knapp sein. Bei der hier durchgeführten Analyse der Kotballen wurden keine Hinweise auf räuberisches Verhalten gefunden. Allerdings wurden die Kotballen auch nur in Gebieten mit reichlichem Nahrungsangebot gesammelt. HIRCHE et al. (1985) unternahmen 1983-1985 Ei-Produktions-Messungen an C. glacialis aus der Framstraße und stellten in der ostgrönländischen Polynya bei hohem Nahrungsangebot Maximalwerte von $50 \text{ Eiern} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ fest, was gut $10\% \text{ Körper-C} \cdot \text{d}^{-1}$ entspricht. Unter dem Packeis dagegen fand aus Nahrungsmangel keine Eiablage statt. Ähnliche Ergebnisse liegen für C. finmarchicus vor (BOHRER & HIRCHE 1985). BOLMS (1986) fand bei Untersuchungen des Mikrozooplanktons in der Framstraße in Gebieten mit hoher Phytoplankton-Biomasse viele Nauplien calanoider Copepoden, was ebenfalls auf erfolgreiche Reproduktion schließen läßt.

FROST (1972) entwickelte bei Versuchen mit Calanus pacificus das Konzept der 'Kritischen Konzentration' C_c , oberhalb derer die Ingestionsrate nicht mehr zunimmt. C_c liegt nach ihm für Thalassiosira fluviatilis (= T. weissflogii) etwa bei $300 \mu\text{gC} \cdot \text{dm}^{-3}$, für Coscinodiscus eccentricus bei $120 \mu\text{gC} \cdot \text{dm}^{-3}$. Eine solche Kritische Konzentration konnte bei Calanus spp. in der Framstraße nicht gemessen werden, obwohl Nahrungskonzentrationen bis 400

$\mu\text{gC}\cdot\text{dm}^{-3}$ gefunden wurden. HUNTLEY (1981) untersuchte die Nahrungsaufnahme von Calanus finmarchicus, C. glacialis und C. hyperboreus in der Labrador-See. Die Ingestionsrate war im gesamten Konzentrationsbereich direkt proportional zur Futterkonzentration; auch hier wurde keine Kritische Konzentration gefunden. Dabei waren die Futterkonzentrationen in der Labrador-See (verglichen auf Volumen-Basis) wesentlich höher als in der Framstraße. Die Minimalkonzentration lag bei $1000 \text{ mm}^3\cdot\text{m}^{-3}$, welches der höchsten in der Framstraße gefundenen Konzentration entspricht. Die Ingestionsraten in der Labrador-See lagen ebenfalls entsprechend höher, ein Hinweis darauf, daß die Kritische Konzentration in der Framstraße bei weitem noch nicht erreicht war. Das heißt, Calanus spp. in der Framstraße ist potentiell dazu in der Lage, noch wesentlich höhere Nahrungskonzentrationen als in der MIZ angetroffen in Wachstum umzusetzen und somit zeitlich und örtlich begrenzte hohe Nahrungsangebote auszunutzen.

5.4 Aspekte der Nahrungsselektion

Die partikuläre Substanz im Meerwasser, die den Herbivoren als Nahrung dient, ist örtlich und zeitlich sehr unterschiedlich zusammengesetzt. Neben Partikeln mit hohem Kohlenstoff- und Stickstoffanteil, wie Phytoplankton und heterotrophen Ein- und Mehrzellern, gibt es auch Detritus unterschiedlicher Herkunft, der teilweise schon biologisch abgebaut ist. Darüber hinaus findet man, vor allem im neritischen Bereich, auch anorganische Partikel. Außerdem sind die Partikelgrößenverteilungen unterschiedlich. Die Fähigkeit zur Nahrungsselektion stellt also für die Tiere einen beträchtlichen Vorteil dar, da sie so die Versorgung mit energiereichem Futter optimieren können. Untersuchungen an verschiedenen limnischen und marinen Crustaceen demonstrieren die vielfältigen Fähigkeiten zur selektiven Nahrungsaufnahme, die nicht nur durch passive Mechanismen zu erklären sind. Die Chemorezeption spielt offensichtlich eine wichtige Rolle bei diesem Vorgang. So zeigten DONAGHAY & SMALL (1979), daß Acartia clausi aus einer Mischung von zwei Thalassiosira-Arten und Plastik-Kügelchen die Phytoplankter selektiv fraß und die Kügelchen selbst dann mied, wenn es die größten Partikel waren. Auch für Calanus pacificus konnte dieses Verhalten nachgewiesen werden (HUNTLEY et al. 1983), wobei C. pacificus aber nicht so effektiv im Aussortieren der Plastik-Kügelchen war. DEMOTT (1986) führte im Süßwasser Versuche mit Plastik-Kügelchen durch, die mit einer organischen

Substanz beschichtet waren. Er konnte zeigen, daß einige Arten aus unterschiedlichen Taxa (Daphnia, Chydorus, Diaphanosoma, Brachionus) nicht zwischen solchen und unbehandelten Partikeln unterschieden, während andere Arten (Diaptomus, Cyclops, Bosmina, Filinia) nur die beschichteten Kügelchen fraßen.

PARSONS et al. (1967) und SCHNACK (1985) machten unter in-situ Bedingungen Fütterungsversuche an Copepoden mit natürlichem Plankton als Futter. In den Experimenten ergab sich jeweils eine Bevorzugung bestimmter Phytoplankter als Futterorganismen. Teilweise stellten die bevorzugten Arten das Gros der Biomasse, wie auch RICHMAN et al. (1977) es an drei Copepoden-Arten aus der Chesapeake-Bay zeigen konnten, teilweise war das aber auch nicht der Fall. Bei meinen Untersuchungen in der Framstraße zeigte sich, daß nur selten in der Größenklasse mit der höchsten Biomasse auch die höchste Filtrationsrate gemessen wurde. Weit häufiger war die Partikelgröße entscheidend für ein Selektionsverhalten. Das hat so lange erhebliche energetische Vorteile, wie die Summe der großen Partikel in etwa soviel Kohlenstoff darstellt wie die kleineren Partikel, da zur Deckung des Energiebedarfs nicht so viele Zellen ingestiert werden müssen. Erst wenn auf Grund geringer Konzentrationen das Umherschwimmen und Suchen nach großen Zellen zuviel Energie verbraucht, werden kleinere Zellen attraktiv. Bei diesen Überlegungen wird immer vorausgesetzt, daß Handhabbarkeit, spezifischer Nährwert und Verträglichkeit der betrachteten Partikel gleich sind. Ist das nicht der Fall, kommen auch diese Punkte als Auswahlkriterium für die Tiere in Betracht. PARSONS et al. (1967) erwähnten, daß Pseudocalanus nicht in der Lage war, den täglichen Energiebedarf aus einer Chaetoceros-Blüte zu decken und führten das auf die schlechte Manipulierbarkeit von Chaetoceros-Ketten zurück. Andere Autoren (MARSHALL & ORR 1955, SCHNACK 1979) dagegen berichteten, daß Chaetoceros in ihren Experimenten ein gutes Futter für Copepoden gewesen sei. GIFFORD et al. (1981) konnten nachweisen, daß Calanus pacificus von zwei Formen der stacheligen Diatomee Thalassiosira weissflogii diejenigen mit den längeren Stacheln effektiver herausfilterten, da der wirksame Radius der Zellen größer war. Thalassiosira spp. ist allerdings auch nicht so stark gepanzert wie Chaetoceros spp., so daß hier auch ein Unterschied in der Verdaubarkeit eine Rolle spielen kann. Nach meinen Ergebnissen (Tab. 8 und 9) stellte Chaetoceros spp. zumindest auf Station 60 ein akzeptables Futter für Calanus spp. dar. Die Diatomeen bestanden fast ausschließlich aus Algen dieser Gattung und wurden mindestens im Verhältnis ihres Vorkommens gefressen. Auf Station 297 dagegen (Ergebnisse nicht in dieser Arbeit enthalten) wurde

Chaetoceros spp. von C. finmarchicus CV und AF nicht gefressen, die größeren, stachellosen und viel selteneren Diatomeen Bacteriosira fragilis und Eucampia groenlandica aber sehr wohl. Offensichtlich waren die Präferenzen der Tiere von Fall zu Fall unterschiedlich. Eine Rolle spielte sicherlich auch das Alternativangebot im Futterspektrum, das den Tieren zur Verfügung stand. Auch Abb. 14 zeigt, daß das Selektionsverhalten der untersuchten Tiere nicht auf jeder Station gleich war. Zusammenfassend und unter Berücksichtigung der Ungenauigkeit der Phytoplankton-Zählmethode läßt sich folgendes aussagen: Diatomeen und Dinoflagellaten wurden in der Regel gemäß ihrer Häufigkeit gefressen und gelegentlich bevorzugt; bei Flagellaten und Ciliaten trat positive und negative Selektion sowie unselektives Fressen auf. Ein Schema kann daraus nicht abgeleitet werden. Weder verhielten sich alle Tiere der verschiedenen Arten auf einer Station gleich, noch war Tieren derselben Art auf verschiedenen Stationen ein gleiches Verhalten gemeinsam.

Toxizität und Größe der Nahrungsorganismen sind weitere Faktoren, die das Freßverhalten von Copepoden beeinflussen können. Von einigen Dinoflagellaten ist bekannt, daß sie toxisch sind und daher von den Tieren gemieden werden. So konnte z.B. HUNTLEY (1982) nachweisen, daß Calanus pacificus eine Blüte von Gymnodinium flavum vor der Küste Kaliforniens nicht ausnutzte, sondern andere Algen fraß. Diese Eigenschaft einzelner Arten kann jedoch nicht auf die Gesamtheit der Dinoflagellaten übertragen werden. Es ist im Gegenteil für andere Mitglieder dieser Gruppe bekannt, daß sie eine gute Nahrung darstellen, die auch ein Wachstum ermöglicht (z.B. PAFFENHÖFER 1970, HAKANSON 1984). Bei Diatomeen, Flagellaten und Ciliaten wurden bislang keine toxischen Arten gefunden. Flagellaten sind häufig sehr klein, so daß bei den nur wenige μm großen Zellen die Filtrationseffizienz der Herbivoren sinkt. Ciliaten und auch viele Diatomeen sind häufig recht groß und daher leichter verfügbar. Eine Obergrenze für die Größe der Futterpartikel scheint es kaum zu geben; CONOVER (1966b) berichtete, daß C. hyperboreus die eigenen Eier (ca. 200 μm im Durchmesser), Coscinodiscus sp. (330-335 μm Durchmesser, 100-150 μm hoch) und Artemia-Nauplien (500-1000 μm lang) als Futter bereitwillig akzeptierte. Alle Selektionsmechanismen, die den Freßvorgang von Copepoden beeinflussen, wirken sich auch auf die Struktur des Ökosystems aus. Dieser Aspekt wird in Kap. 5.6 diskutiert.

5.5 Der Ernährungszustand von Calanus spp. in verschiedenen Wassermassen

Die biochemische Zusammensetzung von planktischen Copepoden variiert über weite Bereiche; die jeweiligen Anteile von Kohlenhydraten, Lipiden und Proteinen sind unter anderem von Art, Entwicklungsstadium, Geschlecht, Ernährungszustand und geographischer Herkunft der Tiere abhängig. Häufig ist der Anteil der Kohlenhydrate verhältnismäßig gering (z.B. KREY 1950), während die Proteine stets eine wichtige Komponente darstellen. Die Lipid-Gehalte der Tiere unterliegen den stärksten Schwankungen, sowohl von Art zu Art als auch im Ablauf der Lebensgeschichte eines Tieres (RAYMONT 1983). Der Grund dafür ist in den unterschiedlichen metabolischen Aufgaben der Stoffklassen zu sehen. Während bei den Copepoden Kohlenhydrate und Proteine fast ausschließlich Strukturelemente des Körpers sind, dienen Lipide auch als Speicherstoffe. Die Lipide sind dazu in besonderem Maße geeignet. Mit $9,3 \text{ kcal} \cdot \text{g}^{-1}$ haben sie einen mehr als doppelt so hohen Brennwert wie Proteine und Kohlenhydrate (jeweils $4,1 \text{ kcal} \cdot \text{g}^{-1}$) und stellen somit einen besonders effektiven Energiespeicher dar (KARLSON 1977). Da die Nahrungszufuhr sowohl für einjährige als auch für mehrjährige Zooplankter im Laufe ihres Lebens starken Schwankungen unterworfen ist, kommt den Lipiden als Speicherstoffen eine besonders wichtige Rolle zu. Mit ihrer Hilfe können die Tiere nahrungsarme Zeiten überstehen. Dabei werden auch geographische Unterschiede deutlich. In einem tropischen Ökosystem findet während des ganzen Jahres Primär-Produktion statt, wodurch eine relativ konstante Nahrungszufuhr gewährleistet ist. Speicherstoffe sind hier nicht notwendig, und dementsprechend ist der Lipid-Gehalt der Tiere in den Tropen verhältnismäßig gering. Eine lange Hungerperiode können sie nicht überdauern (RAYMONT 1983). In borealen und polaren Gebieten dagegen gibt es einen deutlichen saisonalen Zyklus. In der Arktis und Antarktis ist die produktive Phase im Sommer sehr kurz und der - insbesondere für die Herbivoren - nahrungsarme Winter sehr lang. Dementsprechend sind dort die Lipid-Gehalte der Tiere nach RAYMONT (1983) höher als bei ihren tropischen Verwandten. Das gilt insbesondere für die Wachsester unter den Lipiden, die neben den Triglyceriden das eigentliche Speichermaterial darstellen (LEE et al. 1971). HAKANSON (1984) konnte an Calanus pacificus nachweisen, daß der Triglycerid-Gehalt ein guter Indikator für die Ernährung der letzten drei Tage darstellt, während die Wachsester Aufschluß über die Nahrungsbedingungen bis zu einer Woche vor der Probennahme geben. Die Phospholipide dagegen sind Strukturelemente der Zellen und unterliegen nicht solchen Schwankungen (LEE et al. 1970).

Einige Autoren untersuchten den Lipid-Gehalt verschiedener Arten im Jahreszyklus. Nach LITTLEPAGE (1964) schwankte der Lipid-Gehalt von Euchaeta antarctica aus dem McMurdo Sound zwischen 28% am Trockengewicht im Juni und 46% im August und lag ansonsten stets zwischen 30% und 40%. Bei Euphausia crystallorophias lagen die Minimal- bzw. Maximalwerte bei 9% im November und 36% im Juni. Hier kommen Unterschiede zwischen Carnivoren (Euchaeta) und Herbivoren (Euphausia) zum Ausdruck. E. antarctica war nicht so sehr auf die Phytoplanktonblüte angewiesen, verlor aber viel Lipid bei der Ablage lipidreicher Eier im August. E. crystallorophias dagegen nutzte im Sommer die Planktonblüte, erreichte im Juni (also zu Beginn des Winters) den höchsten Lipid-Gehalt und verbrauchte die Reserven bis zum Beginn der nächsten Planktonblüte. Ähnliche Veränderungen im Lipid-Gehalt des herbivoren C. hyperboreus in der Arktis fand LEE (1974). Der geringste Wert wurde im Juni mit 29% am Trockengewicht erreicht und stieg dann über 52% im Juli bis auf 74% im August. Parallel dazu stieg der Anteil der Wachsester an den Gesamtlipiden von 34% im Juni auf 86% im August und erreichte sein Maximum mit 91% im September.

Der Gesamtlipid-Anteil am Trockengewicht von C. hyperboreus aus der Framstraße lag etwas niedriger und schwankte je nach Stationsgruppe zwischen 17% und 47%. In der Stationsgruppe A1, die einen Winter/Frühjahrs-Zustand repräsentierte, lagen die Werte mit 22% und 19% für C. hyperboreus CV bzw. AF sehr niedrig. Die Tiere hatten offensichtlich schon einen großen Teil ihrer Lipid-Reserven verbraucht und noch keine Gelegenheit gehabt, sie wieder aufzufüllen, wie auch die absoluten Lipid-Gehalte zeigen. In den Eisrandgruppen B1-B3 ergab sich kein einheitliches Bild. Neben zwei niedrigen Werten (je 17% Lipid-Anteil am Trockengewicht bei C. hyperboreus CV in B1 und C. hyperboreus AF in B2) wurden bei den CIV- und CV-Stadien und den Weibchen dieser Art sechs höhere Werte zwischen durchschnittlich 30% und 47% gemessen, so daß insgesamt das Lipid-Niveau im Eisrandbereich höher liegt. Das ist auf ein höheres Nahrungsangebot zurückzuführen, wie auch die signifikante Korrelation des absoluten Lipid-Gehaltes mit dem Nahrungsangebot in situ für die CV-Stadien (POC und Chl a) und Weibchen (POC) dieser Art zeigt. Die nicht signifikante Korrelation bei den CIV-Stadien beruht nur auf 6 Werten, die zudem aus zwei recht ähnlichen Eisrandstationsgruppen stammen, so daß hieraus keine Schlußfolgerungen gezogen werden können. Die absoluten Lipid-Gehalte von C. finmarchicus lagen im Eisrandbereich tendenziell höher, ohne sich jedoch von Gruppe zu Gruppe signifikant zu unterscheiden. Mit 24-42% Anteil am Trockengewicht liegen die Werte niedriger

als Ergebnisse von BÄMSTEDT & ERVIK (1984), die eine überwinternde Population von C. finmarchicus (mehr als 90% CV-Stadien) untersuchten. In den Fjorden Südnorwegens machten die Lipide im November 42-55% des Trockengewichtes aus, obwohl die Lipid-Reserven vermutlich schon wieder im Abbau begriffen waren. Die Tiere in der Framstraße dagegen waren offensichtlich noch dabei, ihre Lipidspeicher aufzufüllen.

Bei adulten Weibchen muß allerdings auch noch die Eiablage berücksichtigt werden. Wie bereits oben beschrieben, findet dabei eine starke Reduktion des Lipid-Gehaltes der Tiere statt, da die Eier lipidreich sind. Das würde den sehr niedrigen Wert von $85 \mu\text{g} \cdot \text{Tier}^{-1}$ bei adulten Weibchen von C. finmarchicus in der Stationsgruppe B3 erklären. Nach BOHRER & HIRCHE (1985) war die Eiproduktion in der MIZ sehr hoch, und auch in meinen Versuchsbehältern fand ich auf Station 275 in dieser Stationsgruppe, daß die Weibchen während des Versuchs gelaicht hatten. Das im Vergleich zu den sonst im Untersuchungsgebiet gefundenen C/N-Werten sehr niedrige C/N-Verhältnis von 5,36 bestätigt diese Ergebnisse. Das C/N-Verhältnis kann als Indikator für die Relation zwischen Lipiden und Proteinen dienen. Da von den Lipiden nur die Phospholipide geringe Mengen an Stickstoff enthalten, liegt das C/N-Verhältnis für Lipide über 100; Proteine haben ein C/N-Verhältnis von ca. 3 (ROGERS 1927, vergl. auch LENZ 1977). Je höher der Lipid-Gehalt ist, desto höher wird das C/N-Verhältnis der Tiere sein und umgekehrt. Kohlenhydrate fallen hierbei nicht ins Gewicht, da sie nur einen geringen Anteil an der organischen Substanz haben und kaum Schwankungen unterliegen (z.B. RAYMONT et al. 1969). Auch das niedrige C/N-Verhältnis von 5,37 für C. glacialis AF in der Stationsgruppe A2 läßt eher auf Eiproduktion als auf einen Hungerzustand schließen, da auf den entsprechenden Stationen reichlich Futter vorhanden war. Die Ergebnisse von HIRCHE et al. (1985), die die Eiproduktion direkt bestimmten, bestätigen diese Einschätzung.

Bei Calanus spp. in der Framstraße kommt in den Kohlenstoff-Gehalten noch mehr als in den Lipid-Gehalten zum Ausdruck, in welchem Ernährungszustand sich die Tiere befanden. Bei allen untersuchten Stadien lagen die Kohlenstoff-Gehalte im EGC (Stationsgruppe A1) deutlich und fast immer signifikant unter den Werten in der ostgrönländischen Polynya bzw. am Eisrand. Da der Kohlenstoff-Gehalt die gesamte organische Substanz und nicht nur einen Teil repräsentiert, gingen hier auch eventuelle Veränderungen im Proteingehalt mit ein. Obwohl die Proteine im wesentlichen Strukturelemente darstellen, werden sie bei starkem Nahrungsmangel auch abgebaut (CONOVER &

CORNER 1968). Dies hat dann wiederum Konsequenzen für das C/N-Verhältnis, das nach anfänglichem Absinken bei Beginn des Proteinabbaus wieder ansteigt. Dieser Fall ist offensichtlich hier bei C. finmarchicus eingetreten. Ein niedriger Kohlenstoff-Gehalt, ein niedriger Lipid-Gehalt und ein normal hohes C/N-Verhältnis der Tiere im EGC im Vergleich zu denen anderer Wasserkörper deuten darauf hin, daß bereits Proteine abgebaut wurden. Bei C. glacialis und C. hyperboreus läßt sich dagegen eine Tendenz zu niedrigeren C/N-Verhältnissen ablesen, aber nicht statistisch nachweisen. Hier liegen möglicherweise artspezifische Unterschiede vor. C. finmarchicus ist eine subarktische Art, die sich in der Regel nicht in der Arktis fortpflanzt, während C. glacialis und C. hyperboreus als arktische Arten eingestuft werden (z.B. JASCHNOV 1970, TANDE et al. 1985). Das wiederum legt aber nahe, daß C. finmarchicus nicht so gut an die Verhältnisse angepaßt ist wie die beiden anderen Arten. CONOVER & CORNER (1968) schätzen auf Grund ihrer Untersuchungen für C. hyperboreus die Fähigkeit hungern zu höher ein als für C. finmarchicus. Das heißt, daß C. hyperboreus seinen Stoffwechsel effektiver reduzieren und entsprechend besser die nahrungsarmen Zeiten überstehen kann als C. finmarchicus.

5.6 Die epontische Flora als potentielle Nahrungsquelle für Copepoden

Die Grundlage jedes Nahrungsnetzes sind die autotrophen Organismen, die anorganische in organische Substanzen umwandeln, im Pelagial also das Phytoplankton. In polaren Gebieten mit dem Vorkommen von Meereis gibt es jedoch noch eine andere Gruppe photoautotropher Organismen, nämlich die Eisalgen, oder auch epontische Flora genannt, die ebenfalls als Nahrungsquelle für herbivore Zooplankter in Betracht kommt. Hierbei handelt es sich um Algen, die im Eis oder an der Unterseite von Eisschollen angeheftet leben. Eisalgen sind in geringer Zahl während des gesamten Jahres in den Eisschollen anzutreffen (HSIAO 1980). Im Frühjahr kommt es ähnlich wie im Plankton auch im Eis zu einer Algenblüte (z.B. ALEXANDER 1980). Im folgenden werden daher zunächst die Eisalgen und ihre Beziehung zum Phyto- und Zooplankton diskutiert.

Die Eisalgen als solche sind schon mindestens seit der Jahrhundertwende bekannt (z.B. NANSEN 1906), und seit einigen Jahrzehnten wird ihnen verstärkte Aufmerksamkeit gewidmet. BUNT & WOOD (1963) und BUINITSKY (1968) z.B.

untersuchten die Artenzusammensetzung der eponitischen Flora, und BUNT & LEE (1970), CLASBY et al. (1973) und HORNER & SCHRADER (1982) maßen die Primär-Produktion von Eisalgen. Über die trophische Bedeutung dieser Gruppe ist bislang jedoch wenig bekannt. RICHARDSON & WHITAKER (1979) berichteten über eine enge Vergesellschaftung des Amphipoden Pontogeneia antarctica mit Eisalgen während des größten Teils des Jahres. Sie folgerten daraus, daß P. antarctica die Eisalgen vor allem im Winter als Futter ausnutzt. GRAINGER & MOHAMMED (1986) untersuchten die Eisfauna in der kanadischen Arktis und fanden mindestens 12 verschiedene planktische und benthische Copepodenarten, darunter auch die drei calanoiden Arten Acartia longiremis, Calanus glacialis und Pseudocalanus sp.. Ihre Häufigkeit im Eis lag aber um ca. 3 Größenordnungen niedriger als im unmittelbar darunter liegenden Wasserkörper. Quantitative Nahrungsuntersuchungen von Copepoden in ihrer natürlichen Umgebung mit Eisalgen als Futter liegen bislang nicht vor, vermutlich weil derartige Untersuchungen erhebliche technische Probleme mit sich bringen. So gibt es nur Vermutungen, die auf indirekte Beobachtungen gestützt sind. GRAINGER & MOHAMMED (1986) schlossen aus den diatomeengefüllten Därmen einiger Copepoden im Eis, daß die Tiere dort aktiv gefressen hatten. Die Eisalgen innerhalb der Eisschollen, d.h. in den Salzkanälen, die bei der Eisbildung entstehen, sind für pelagische Copepoden wie Calanus spp. aber wahrscheinlich nur schwer zugänglich. Eisalgen an der Unterseite der Schollen, die teilweise in Matten oder Bändern herunterhängen, sind dagegen eine mögliche Nahrungsquelle. In den polaren Packeis-Gebieten ist Licht der limitierende Faktor, der den Beginn der Frühjahrsblüte bestimmt (vergl. SAKSHAUG & HOLM-HANSEN 1984). Daher kann die Planktonblüte erst mit Aufbrechen des Packeises einsetzen. Die Eisalgenblüte beginnt jedoch mehrere Wochen vor der Phytoplanktonblüte und hält meist bis zum Abschmelzen der Eisschollen an (ALEXANDER 1980). Das bedeutet, daß die Zeit der Frühjahrsblüte insgesamt beträchtlich verlängert wird. HORNER & SCHRADER (1982) untersuchten die relativen Anteile der Primär-Produktion von Eisalgen, Phytoplanktern und benthischen Mikroalgen während der Frühjahrsblüte von April bis Juni in küstennahen Bereichen der Beaufort-See. Sie stellten fest, daß die Eisalgen 2/3 der Frühjahrsblüten-Produktion bestritten, während das Phytoplankton nur 1/3 beisteuerte und die benthischen Mikroalgen vernachlässigbar waren. Wenn die Copepoden in der Lage sind, diese Eisalgenblüte zu nutzen, verbessert sich ihre Chance zur Anlage von Reserven für den nächsten Winter bzw. zur Fortpflanzung ganz erheblich.

Während MIZEX 83 und 84 wurden keine systematischen Untersuchungen der epontischen Flora durchgeführt. Daher ist auch nichts über die Situation im eisbedeckten Bereich des EGC bekannt. Zwar wurden mitunter beim Aufbrechen des Eises durch das Schiff bräunlich verfärbte Eisschollen und auch Algenmatten an der Unterseite von Eisschollen beobachtet, dabei kann es sich aber auch um lokal begrenzte Verhältnisse gehandelt haben. Die Eisdecke im Ostgrönlandstrom besteht in der Regel aus mehrjährigem Eis, das aus dem Nordpolarmeer stammt. Daher ist die Dicke der Eisschollen und der Schneeeauflage sehr unterschiedlich. Nach HORNER & SCHRADER (1982) wirkt sich besonders die Dicke der Schneeeauflage auf das Lichtklima an der Unterseite der Eisschollen aus. Die Eisschollen selber können bei mehrjährigem Eis mehrere Meter dick werden. Geht man von dem sehr schlechten Ernährungszustand der Copepoden im EGC aus, war die Eisalgenblüte entweder lokal begrenzt, oder sie konnte von den Copepoden nicht ausgenutzt werden. Beim Abschmelzen des Eises gelangen die Eisalgen in die Wassersäule. Inwieweit sie dort als Inoculum für die Planktonblüte dienen, ist umstritten. Nach SAITO & TANIGUCHI (1978) bestand bei ihren Untersuchungen ein beträchtlicher Teil des Planktons in der Bering-See aus Eisalgen, während ALEXANDER (1980) und HORNER & SCHRADER (1982) sehr unterschiedliche Artenzusammensetzungen in Eisalgen und Phytoplankton fanden. SMITH et al. (1985) beobachteten in der Framstraße, daß sich beim Aufbrechen des Eises Algenmatten von den Eisschollen lösten, dann aber relativ schnell absanken. In Schelfgebieten kämen damit die epontischen Eisalgen hauptsächlich dem Benthos und nicht dem Zooplankton zugute. Wie aus diesen widersprüchlichen Ergebnissen klar wird, ist bislang eine strikte Trennung von epontischen und planktischen Algen in ihrer Bedeutung für das Zooplankton schwierig. Fest steht aber, daß die Copepoden spätestens beim Beginn der Planktonblüte genug zu fressen haben. Das drückt sich in den hohen Kohlenstoff- und Lipid-Gehalten der Tiere auf den meisten Stationen mit hoher Phytoplankton-Biomasse aus, während der Ernährungszustand der Tiere im eisbedeckten EGC schlecht ist.

5.7 Die Bedeutung von Calanus spp. für das Ökosystem der Framstraße

Bisher wurden die Einzelergebnisse zu Nahrungsaufnahme und Ernährungszustand von Calanus spp. vorgestellt und diskutiert. In diesem abschließenden Kapitel sollen nun die gewonnenen Erkenntnisse für eine eingehende Betrachtung des Nahrungsgefüges in der Grönland-See genutzt werden. Zunächst wird der quantitative Aspekt behandelt.

Wie aus den Ergebnissen in Tab. 12 hervorgeht, war der potentielle Zuwachs an Phytoplankton-Biomasse auf allen Stationen wesentlich größer als der Wegfraß durch die untersuchten Arten. Dabei muß allerdings berücksichtigt werden, daß die nicht untersuchten jüngeren Stadien von Calanus spp. ebensowenig in die Berechnung einbezogen wurden wie andere herbivore Zooplankter. Oithona war in der Regel die Gattung mit der größten Abundanz im Mesozooplankton, Microcalanus und Pseudocalanus waren mitunter auch häufig. Euphausiaceen wurden nur in geringer Anzahl gefunden (S.L. SMITH, unveröffentlicht). Das Mikrozooplankton zählte regelmäßig mehr Individuen als das Netzplankton > 200 µm (BOLMS 1986). Andererseits stellte das Mikrozooplankton selbst wieder Futter für omnivore Arten wie Oithona spp. dar. Die Diatomeen, mit denen die Frühjahrsblüte begann und die das Phytoplankton in der Polynya dominieren, dürften für viele Mikrozooplankter, insbesondere für solche ohne beißende Mundwerkzeuge wie Ciliaten, kein geeignetes Futter dargestellt haben. Diese Tiere waren wahrscheinlich eher auf die kleinen Flagellaten und Detritus angewiesen, wie sie vornehmlich in der Eisrandzone gefunden wurden. Nach SMITH et al. (1986) stammte der größte Teil der Phytoplankton-Biomasse in der MIZ aus dem Größenbereich < 20 µm. BOLMS (1986) fand Ciliaten fast nur im Eisrandbereich und nicht im EGC oder der Polynya. Die untersuchten Stadien der drei Calanus-Arten repräsentierten zwar nicht die Mehrzahl der Individuen, dürften auf Grund ihrer Körpergröße aber die Hauptmasse der herbivoren Zooplankter ausgemacht haben und die Hauptkonsumenten der Diatomeen-Flora gewesen sein. Sie konsumierten in der MIZ bis zu 65% der Primär-Produktion, in der mittleren Eisrandzone (B2) im Durchschnitt 21%. In der Polynya auf dem ostgrönländischen Schelf (A2) betrug der Konsum nur 1% und im vorwiegend eisbedeckten Bereich des EGC (A1) bei niedriger Primär-Produktion 4%. COONEY & COYLE (1982) berechneten für Copepoden in der Bering-See, daß sie im ozeanischen Außenschelf-Bereich 20-30% der täglichen Primär-Produktion wegfraßen, auf dem mittleren Schelf kaum mehr als 5%. DAGG et al. (1982) berechneten, ebenfalls in der Bering-See, für Netz-Zooplankton 18% im ozeanischen Außenschelf-Bereich, 25% auf dem mittleren Schelf und 6% auf dem inneren Schelf. Dabei muß aber berücksichtigt werden, daß die hydrographischen und Eis-Verhältnisse in der Bering-See und der Framstraße recht unterschiedlich sind.

Die Freißintensität der herbivoren Zooplankter ist von eminenter Bedeutung für die Struktur des Ökosystems. Sie bestimmt, wie sich der Phytoplankton-Bestand entwickelt und auf welchen Wegen die Algenbiomasse im pelagischen Nahrungsnetz umgesetzt wird. Sind überhaupt keine herbivoren Plankter da,

wird sich nach GUILLARD & KILHAM (1977) die Diatomeen-Blüte relativ schnell und heftig entwickeln, und schon bald wird eine nährstoffarme Oberflächenschicht mit recht geringer Phytoplankton-Konzentration zurückbleiben. Flagellaten und Dinoflagellaten dominieren nun den Algenbestand in dieser Schicht. Die Diatomeen sind in tiefere Schichten abgesunken und kommen größtenteils dem Benthos zugute. Wird dagegen ein größerer Teil der Phytoplankton-Zellen direkt wieder weggefressen, verlängert sich die Blütenzeit beträchtlich, und auch die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons ändert sich. Ja, es kann nach GUILLARD & KILHAM (1977) bei stark einsetzendem Wegfraß sogar dazu kommen, daß eine Diatomeenblüte aus dem 2. Stadium ins 1. Stadium zurückgedrängt wird, vorausgesetzt, daß Nahrungsselektion dem nicht entgegenwirkt. Nach GUILLARD & KILHAM (1977) ist das erste Sukzessionsstadium einer Diatomeen-Blüte in kaltem Wasser durch Chaetoceros debilis und Thalassiosira spp. charakterisiert. Im zweiten Stadium verschwindet Thalassiosira spp. weitgehend und wird durch eine Vielzahl von Chaetoceros-Arten, außerdem durch Bacteriastrium, Corethron, Nitzschia und Rhizosolenia ersetzt. Das dritte Stadium nach Aufbrauchen der Nährsalze ist allgemein durch geringe Zell-Konzentrationen und durch Vertreter der Gattungen Rhizosolenia und Chaetoceros charakterisiert. Daneben existieren natürlich auch Flagellaten und Dinoflagellaten, die aber erst bei Abklingen der Diatomeen-Blüte an Bedeutung gewinnen. Eine derartige Abfolge von Diatomeen zu Dinoflagellaten wurde auch von SMETACEK (1978) für die Ostsee beobachtet. Die Haptophyceae Phaeocystis pouchetii wurde in der Framstraße nur im Eiskantenbereich gefunden, wo nach GRADINGER (1986) bereits das zweite Stadium der Diatomeen-Sukzession erreicht war. Auch nach Beobachtungen von VELDHUIS et al. (1986) in der Nordsee folgte eine Massenentwicklung von P. pouchetii einer Diatomeen-Blüte. Nach meinen Beobachtungen wurde P. pouchetii von den herbivoren Copepoden in der Framstraße nicht gefressen. Durch Selektivität in ihrem Freßverhalten nehmen die Zooplankter auch Einfluß auf den Ablauf der Phytoplankton-Sukzession. Die Ergebnisse zur selektiven Nahrungsaufnahme von Calanus spp. lassen sich dahingehend deuten, daß die Tiere andere Diatomeen der Gattung Chaetoceros vorziehen, solange die Auswahl besteht, Chaetoceros aber bereitwillig fressen, wenn sie das Hauptnahrungsangebot bilden. Damit verstärkt Calanus spp. die Prozesse während der Artensukzession wie oben beschrieben, erhöht aber auch gleichzeitig die Dauer der Phytoplanktonblüte. Die Verlängerung der Blütenzeit durch die Freßaktivität der Tiere ist auf zwei Faktoren zurückzuführen. Zum einen wird ein schneller Aufbau von Phytoplankton-Biomasse verhindert, so daß die vorhandenen Nährstoffe länger reichen; zum anderen erhöht das Zooplankton durch die

Exkretion das Nährstoffangebot für die Primär-Produzenten (z.B. CORNER & DAVIS 1971).

Inwieweit die Copepoden in der Framstraße zu Beginn der Planktonblüte bereits freßaktiv waren, ist unklar. Copepoden sind nach einer längeren Zeit des Hungerns nicht in der Lage, sofort voll aktiv ein Nahrungsangebot zu nutzen. Sie benötigen mehrere Tage, um die nötigen Verdauungsenzyme zu synthetisieren. HEAD & CONOVER (1983) z.B. bestimmten für diapausierende C. hyperboreus CV, daß bei Fütterung mit Cricosphaera sp. bzw. Thalassiosira sp. bei 8-9°C eine signifikante Enzym-Produktion erst nach ca. 1 Woche eintrat, bei 1-2°C erst nach 2 Wochen. Wenn die Copepoden die vorhergegangene Eisalgenblüte bereits nutzen konnten, waren sie in der Lage, die Planktonblüte vom ersten Tage an in körpereigene Substanz umzusetzen. War das nicht der Fall, oder war die Copepoden-Biomasse zu gering, sind die Phytoplankter ungefressen zu Boden gesunken, wie es von SMETACEK (1978) in der Ostsee beobachtet wurde. Auch für den Norwegischen Küstenstrom (PEINERT 1986) und antarktische Gewässer (SMETACEK et al. 1986) gibt es Anzeichen für eine direkte Sedimentation von Phytoplanktern bei geringer Freßaktivität des Zooplanktons. Die im Vergleich zu anderen Stationen hohen Chl a-Werte in 75 und 100 m Tiefe (0,44 und 0,48 mg·m⁻³) auf Station 245 in der ostgrönländischen Polynya sprechen für ein zumindest teilweises Absinken der Algenzellen, denn eine tiefgreifende Vertikalkonvektion war auf dieser Station nicht gegeben. Anders sah es in der MIZ aus. Dort wurden nur selten höhere Chl a-Werte unter 50 m gefunden. Die Primär-Produktion war hier nicht so hoch und die Copepoden-Dichte wesentlich größer (siehe Tab. 13), so daß man von einem stärkeren Umschlag der Phytoplankton-Biomasse in der euphotischen Zone selbst und einer geringeren Sedimentation von Algenzellen ausgehen kann. Direkte Messungen der Sedimentation liegen aus diesem Gebiet nicht vor.

Außer den Algenzellen gibt es jedoch noch andere Partikel, die in der Wassersäule sedimentieren. Hier sind insbesondere die Kotballen zu erwähnen. So kann es sein, daß die Algen zwar auf Grund der Tatsache, daß sie gefressen werden, nicht als solche sedimentieren, aber in Kotballen verpackt genauso schnell oder schneller und möglicherweise früher die euphotische Zone verlassen. Ausschlaggebend hierfür ist die Sinkgeschwindigkeit der Kotballen und die Frage der Coprophagie. Für Copepoden, die die Hauptbiomasse in der Framstraße darstellen, sind Kotballen durchaus ein akzeptables Futter. Durch diese Coprophagie werden dem Futter mehrmals die nahrhaften Bestand-

teile entzogen, d.h. es wird wesentlich besser als ohne Coprophagie ausgenutzt. Das bedeutet auch, daß der Anteil der zunächst im Pelagial verbleibenden produzierten Biomasse ansteigt. Außerdem erhöht sich der Grad der Remineralisierung des gefressenen Phytoplanktons und damit das Nährstoffangebot für die Algenzellen. Dementsprechend weniger Material kommt dem Benthos zugute, so daß die Copepoden eine entscheidende Weiche für die Verteilung des primär produzierten Materials im Nahrungsnetz darstellen. Wie stark sich dieser Effekt auswirkt, hängt davon ab, ob die Copepoden zur richtigen Zeit, an der richtigen Stelle genügend fressen. Die Herbivoren in der Eisrandzone der Framstraße fressen durchschnittlich 21% der Primär-Produktion, aber nur ca. 1% der Biomasse. Das heißt, es bleibt genügend für Mikrozooplankton und Benthos übrig. Dennoch gehen die Copepoden nicht weitgehend leer aus, wie es nach einer Frühjahrsblüte in der Ostsee (SMETACEK 1978) beispielsweise der Fall ist. Das gilt selbst dann, wenn die Tiere nicht die Planktonblüte von Anfang an nutzen. Die MIZ ist dadurch besonders gekennzeichnet, daß hier ständig ein hydrographisch bedingter Nährstoffeintrag stattfindet (SMITH et al. 1986), was die Blüte verlängert. Eine hohe Sekundär-Produktion im Pelagial wird damit möglich, ohne daß dadurch dem Benthos die Nahrung entzogen wird. Detaillierte Benthos-Untersuchungen aus diesem Gebiet, die zu einer Vervollständigung des Bildes notwendig wären, stehen bislang aus.

Die Interaktion zwischen Primär-Produzenten und Herbivoren über die Exkretionsprodukte der Tiere ist ein wichtiger Punkt. Die Exkrete stehen, wie bereits erwähnt, den Algen wieder als Nährstoffe zur Verfügung. Das ausgeschiedene Ammonium wird von den Algen im Vergleich zum Nitrat bevorzugt aufgenommen (z.B. EPPLEY et al. 1979). Besonders wichtig für das Phytoplankton werden die Exkrete, wenn Nitrat aufgebraucht ist. Um eine Vorstellung von der betrachteten Größenordnung zu geben, wurde anhand des Schnittes 2 (Stationen 245, 253, 264 und 260) exemplarisch die Exkretion der untersuchten Calanus-Stadien aus den oberen 50 m errechnet. Grundlage war die Gleichung $\ln(y) = -2,1763 + 0,8293 \ln(x_1) + 0,0648 x_2$ nach IKEDA (1985), die die Abhängigkeit der NH_4 -Exkretion y ($\mu\text{gN} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) vom Körpergewicht x_1 ($\text{mgC} \cdot \text{Tier}^{-1}$) und der Temperatur x_2 ($^{\circ}\text{C}$) für Zooplankter beschreibt. Als x_2 wurde von mir die Oberflächentemperatur eingesetzt. Die Primär-Produktion in der euphotischen Zone wurde unter Zuhilfenahme der Relation C:N (atomar) = 106:16 (REDFIELD 1934) in Stickstoff-Aufnahme der Algen umgerechnet und mit der Exkretproduktion der Tiere verglichen. Danach deckten die Exkrete der untersuchten Calanus-Stadien auf den Stationen

245, 253, 264 und 260 jeweils 2%, 42%, 12% und 5% des potentiellen Stickstoff-Bedarfs der Algen. Dazu kommen noch die Exkrete des Mikrozooplanktons, die jedoch hier nicht quantifiziert werden können. Der Deckungsgrad kann auf Station 253 sogar noch höher gewesen sein, da die gemessene potentielle Primär-Produktion wegen der Beschattung durch die Eisbedeckung über der tatsächlichen in situ lag. Eine entgegengesetzte Wirkung trat vermutlich dadurch ein, daß die Copepoden wegen des Nahrungsmangels die Exkretion verminderten, wie BUTLER et al. (1970) es für Calanus spp. beschrieben. Insgesamt ist die Exkretproduktion der Copepoden geeignet, die Planktonblüte zu verlängern, aber nicht, sie substantiell zu erhalten. Zooplankton ist auch nicht der einzige Nährstofflieferant; im Eisrandbereich kommen weitere Mechanismen vor, die einen Nachschub von Nährstoffen in die euphotische Zone bewirken, nämlich Vermischung von Wassermassen durch Wirbelbildung und lokale Auftriebsprozesse. Dadurch ist die Eisrandzone produktiver als der offene Ozean oder die Polynya, wie es auch von SMITH et al. (1986) in der Framstraße und NIEBAUER & ALEXANDER (1985) in der Bering-See beobachtet wurde. Eine Quantifizierung der Bedeutung des Zooplanktons bei der Nährstoffregeneration im Verhältnis zum hydrographisch bedingten Eintrag neuer Nährstoffe steht bislang aus und sollte daher bei zukünftigen Untersuchungen mit einbezogen werden.

Die Bedeutung des Zooplanktons erschöpft sich jedoch nicht darin, Algenkonsument und Nährstoffregenerierer zu sein. Es stellt selber wieder eine wichtige Futterquelle für Fische und Wale dar. Nach GASKIN (1982) gehört Calanus spp. zu den Hauptnahrungsorganismen von Fin- und Seiwalen in Bering-See und Nordatlantik. Fischerei und Walfang wiederum waren lange Zeit bedeutende Wirtschaftsfaktoren in Nordeuropa und sind es teilweise heute noch. Nachdem bereits 1607 der Engländer Hudson große Mengen von Walen in den Gewässern von Spitzbergen entdeckt hatte, wurde Spitzbergen zum Zentrum des arktischen Walfangs. Heutzutage sind die Walbestände soweit reduziert, daß ein kommerzieller Walfang nicht mehr lohnt. Fischerei in der Arktis ist jedoch auch heute noch von Bedeutung, vor allem in den besonders produktiven Eisrandgebieten (WIBORG 1948, HASSEL 1986). Nach HASSEL (1986) stellt die Barents-See einen wichtigen Fischereigrund für Lodde und Dorsch dar. Er untersuchte Zooplankton- und Fischbestand südlich der nach Norden zurückweichenden Eiskante und fand das Maximum des Loden-Bestandes immer etwas südlich vom Zooplankton-Maximum. Er führte das auf den Wegfraß des Zooplanktons durch die Lodde zurück, da der Mageninhalt der untersuchten Fische (Trockengewicht) zu knapp 70% aus calanoiden Copepoden bestand. LOWRY

& FROST (1981) untersuchten den Mageninhalt Arktischer Dorsche (Boreogadus saida) und stellten fest, daß in der Tschukschen- und Beaufort-See calanoide Copepoden die wichtigsten Futterorganismen waren, während in der Bering-See Amphipoden dominierten. BRADSTREET & CROSS (1982) führten ausführliche Untersuchungen der Nahrungsbeziehungen in der Eisrandzone der kanadischen Arktis durch. Nach ihnen werden calanoide Copepoden von Seevögeln, Meeressäugern und vor allem Arktischem Dorsch gefressen. Vögel und Meeressäuger fressen außerdem Amphipoden und den Dorsch selber. Copepoden und Amphipoden leben herbivor. Der Dorsch bevorzugt die großen Stadien von Calanus spp.. Er ist außerdem durch sein oberständiges Maul darauf spezialisiert, Tiere von der Unterseite der Eisschollen zu fressen.

So stellen die Copepoden ein wichtiges Bindeglied zwischen Primär- und Tertiär-Produzenten dar. Das Verständnis ihrer Stellung im Ökosystem kann letztlich auch im fischereiwirtschaftlichen Bereich seine Nutzenanwendung finden.

6. ZUSAMMENFASSUNG

In den Monaten Juni und Juli der Jahre 1983 und 1984 wurden im Rahmen des "Marginal Ice Zone Experiment" in der Framstraße zwischen Spitzbergen und Grönland Untersuchungen über den Gehalt an partikulärer Substanz und Zooplankton in den oberen 300 m der Wassersäule durchgeführt. Kohlenstoff- und Lipid-Gehalte adulter und subadulter Stadien der dominanten Copepoden (Calanus finmarchicus, C. glacialis und C. hyperboreus) wurden in eisbedeckten und eisfreien Bereichen dieses Meeresgebietes bestimmt und die Nahrungsaufnahme dieser Tiere gemessen. Das Futterangebot in situ wurde mit einem Coulter Counter volumetrisch bestimmt. Kotballen wurden gesammelt und im Raster-Elektronen-Mikroskop analysiert. Die Stationen wurden anhand der vorgefundenen hydrographischen Verhältnisse in fünf Gruppen eingeteilt und die Meßergebnisse gruppenweise ausgewertet.

Die partikuläre Substanz im Meerwasser in 0-40 m Tiefe war bei Eisbedeckung sehr gering ($3,5 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-2}$), während sie im Eisrandbereich ($11,6-23,1 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-2}$) und in der ostgrönländischen Küstenpolynya ($24,7 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-2}$) deutlich höher lag. Die Größen-Häufigkeitsverteilung änderte sich von Stationsgruppe zu Stationsgruppe in Abhängigkeit von der Phytoplankton-Zusammensetzung.

Die Ingestionsrate von C. finmarchicus stieg signifikant mit zunehmendem Futterangebot, die von C. glacialis und C. hyperboreus nicht. Die Nahrungsaufnahme lag in der Regel zwischen 0 und 2% des Körper-Kohlenstoffgehaltes pro Tag mit Spitzenwerten von 5-7%. In 60% der Fälle wurden große Partikel gegenüber kleineren bevorzugt gefressen. Die Nahrungsselektion war unabhängig von der Menge des angebotenen Futters. Die Aufschlüsselung der Nahrungsaufnahme nach dominanten Algen-Gruppen und heterotrophen Ciliaten zeigte keine durchgängige Bevorzugung einer bestimmten Gruppe oder Art. Phaeocystis pouchetii wurde offensichtlich kaum gefressen.

In den Kotballen wurden im wesentlichen Überreste von Diatomeen und beschalteten Dinoflagellaten gefunden. Die Schalen waren teilweise stark zerkleinert, teilweise aber auch unversehrt. Kotballen aus Diatomeen-armen Gebieten enthielten auch kaum Bruchstücke hartschaliger Zellen.

Der Ernährungszustand der Tiere, gemessen am Kohlenstoff- und Lipid-Gehalt, war in den eisbedeckten, nahrungsarmen Gebieten sehr schlecht. Die C/N-Werte von C. finmarchicus deuten dort auf den Abbau von Proteinen hin. Die

Eisalgen in diesem Gebiet stellten offensichtlich keine geeignete oder ausreichende Nahrungsquelle dar. Am Eisrand und in der grönländischen Küstenpolynya, wo auf Grund der Phytoplanktonblüte das Nahrungsangebot gut war, hatten die Tiere normal hohe Kohlenstoff- und Lipid-Gehalte. Der Kohlenstoff-Gehalt der Tiere war fast immer mit einem oder beiden der in-situ Parameter POC und Chl a korreliert, der Lipid-Gehalt jedoch nur bei C. hyperboreus Weibchen und Copepodit-Stadien V.

Die untersuchten Entwicklungsstadien von Calanus spp. konsumierten zwischen etwas über 0 und 65% der Primär-Produktion und maximal 2% des in situ Kohlenstoffgehalts der partikulären Substanz pro Tag. In den Waken und offenen Wasserflächen der treibeisbedeckten Bereiche des Ostgrönland-Stroms betrug der durchschnittliche Konsum 4% der potentiellen Primär-Produktion, in der Küstenpolynya 1% und in der Eisrandzone 3%, 15% und 21%. Damit kam in der besonders produktiven unmittelbaren Eisrandzone ein beträchtlicher Teil der neu gebildeten Algenzellen den herbivoren Copepoden zugute.

Diese Ergebnisse unterstreichen die Bedeutung der Eisrandzonen polarer Gebiete als besonders produktive Bereiche des Ozeans. Der hydrographisch bedingte Nährstoffeintrag, wie er im Frontenbereich der Framstraße wahrscheinlich ist, und die Nährsalzregeneration durch das Zooplankton steigern noch die Produktivität und legen die biologische Grundlage für eine fischereiwirtschaftliche Nutzung.



7. LITERATUR-VERZEICHNIS

ABOU DEBS, C. (1984):

Carbon and nitrogen budget of the calanoid copepod Temora stylifera:
effect of concentration and composition of food.
Mar. Ecol. Progr. Ser. 15, 213-223

ALEXANDER, V. (1980):

Interrelationships between the seasonal sea ice and biological regimes.
Cold regions Science and Technology 2, 157-178

ALEXANDER, V. & H.J. NIEBAUER (1981):

Oceanography of the eastern Bering Sea ice-edge zone in spring.
Limnol. Oceanogr. 26(6), 1111-1125

ALLEN, M.B. (1971):

High latitude phytoplankton.
Annual Rev. Ecol. Syst. 2, 261-276

ANONYM (1905):

Isforholdene i de arktiske Have samt Havets Overfladetemperatur i det
nordlige Atlanterhav og Davis-Straede 1905 (The state of the ice in the
Arctic seas and the surface-temperature in the sea in the northern
Atlantic-Ocean and in Davis-Strait 1905).
Special print of the nautical-meteorological annual of the Danish-
Meteorological Institute

ANRAKU, M. (1963):

Feeding habits of planktonic copepods.
Int. Bull. Planktol. Japan 9, 10-35

ARASHKEVICH, Y.G. & A.V. DRITS (1984):

Experimental feeding studies in copepods Calanus helgolandicus and C. glacialis at various food concentrations.
Oceanology 24(2), 247-252

BÅMSTEDT, U. (1984):

Diel variations in the nutritional physiology of Calanus glacialis from
Lat. 78°N in the summer.
Mar. Biol. 79, 256-267

BÅMSTEDT, U. & A. ERVIK (1984):

Local variations in size and activity among Calanus finmarchicus and
Metridia longa (Copepoda, Calanoida) overwintering on the west coast of
Norway.
J. Plankton Res. 6(5), 843-857

BÅMSTEDT, U. & K.S. TANDE (1985):

Respiration and excretion rates of Calanus glacialis in arctic waters
of the Barents Sea.
Mar. Biol. 87(3), 259-266

BARTHEL, K.-G. (1983):

Food uptake and growth efficiency of Eurytemora affinis (Copepoda:
Calanoida)
Mar. Biol. 74, 269-274

- BEKLEMISHEV, K.V. (1954):
Zool. J. Inst. Oceanol. Acad. Sci. U.S.S.R. 33, 1210-1229
- BOHRER, R.N. & H.-J. HIRCHE (1985):
Egg production by Calanus finmarchicus in relation to the marginal ice zone in the Fram Strait.
EOS, Transactions, American Geophysical Union 66(51), 1279
- BOLMS, G. (1986):
Zur Verteilung des Mikrozooplanktons in der Framstraße zwischen Grönland und Spitzbergen.
Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 135 pp
- BRAARUD, T. (1935):
The "Øst" expedition to the Denmark Strait 1929: II. The phytoplankton and its conditions of growth (including some qualitative data from the Arctic in 1930).
In: Universitetets Biologiske Laboratorium (ed.), Hvalradets Skrifter, Scientific results of marine biological research 10, 1-173
- BRADSTREET, M.S.W. & W.E. CROSS (1982):
Trophic relationships at high Arctic ice edges.
Arctic 35(1), 1-12
- BUCKLEY, J.R., T. GAMMELSRØD, J.A. JOHANNESSEN, O.M. JOHANNESSEN & L.P. RØED (1979):
Upwelling: Oceanic structure at the edge of the Arctic ice pack in winter.
Science 203, 165-167
- BUINITSKY, V.K. (1968):
The influence of microalgae on the structure and strength of Antarctic ice.
Oceanology 8, 771-776
- BUNT, J.S. & C.C. LEE (1970):
Seasonal primary production in Antarctic sea ice at McMurdo Sound in 1967.
J. Mar. Res. 28, 304-320
- BUNT, J.S. & E.J.F. WOOD (1963):
Microalgae and Antarctic sea-ice.
Nature 199, No. 4900, 1254-1255
- BUTLER, E.J., E.D.S. CORNER & S.M. MARSHALL (1970):
On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by Calanus in the Clyde Sea area.
J. Mar. Biol. Ass. U.K. 50, 525-560
- CLASBY, R.C., R. HORNER & V. ALEXANDER (1973):
An in situ method for measuring primary productivity of arctic sea ice algae.
J. Fish. Res. Bd. Can. 30, 835-838
- COACHMAN, L.K. & K. AAGAARD (1974):
Physical oceanography of arctic and subarctic seas.
In: Y. Herman (ed.), Marine geology and oceanography of the arctic seas, pp 1-72, Springer, New York

CODISPOTI, L. (1968):

Some results of an oceanographic survey in the northern Greenland Sea, summer 1964.

Naval Oceanographic Office, Technical Report, Washington, 45 pp

CONOVER, R.J. (1966a):

Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding.

Limnol. Oceanogr. 11, 346-354

CONOVER, R.J. (1966b):

Feeding on large particles by Calanus hyperboreus (KRÖYER).

In: Harold Barnes (ed.), Some contemporary studies in marine science, pp 187-194. George Allen & Unwin Ltd., London

CONOVER, R.J. & G.F. COTA (1985):

Balance experiments with Arctic zooplankton.

In: J.S. Gray & M.E. Christiansen (eds.), Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms, pp 217-236, John Wiley & sons, Chichester

CONOVER, R.J. & E.D.S. CORNER (1968):

Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles.

J. Mar. Biol. Ass. U.K. 48, 49-75

COONEY, R.T. & K.O. COYLE (1982):

Trophic implications of cross-shelf copepod distributions in the south-eastern Bering Sea.

Mar. Biol. 70, 187-196

CORNER, E.D.S. & A.G. DAVIS (1971):

Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea.

Adv. mar. Biol. 9, 101-204

CORNER, E.D.S., R.N. HEAD, C.C. KILVINGTON & S.M. MARSHALL (1974):

On the nutrition and metabolisms of zooplankton: IX. Studies relating to the nutrition of overwintering Calanus.

J. Mar. Biol. Ass. U.K. 54(2), 319-331

DAGG, M.J., J. VIDAL, T.E. WHITLEDGE, R.L. IVERSON & J.J. GOERING (1982):

The feeding, respiration and excretion of zooplankton in the Bering Sea during a spring bloom.

Deep-Sea Res. 29(1A), 45-63

DAKIN, W.J. (1908):

Notes on the alimentary canal and food of the Copepoda.

Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 1, 772-782

DeMOTT, W.R. (1986):

The role of taste in food selection by freshwater zooplankton.

Oecologia (Berlin) 69, 334-340

DONAGHAY, P.L. & L.F. SMALL (1979):

Food selection capabilities of the estuarine copepod Acartia clausi.

Mar. Biol. 52, 137-146

- EPPLEY, R.W., E.H. RENGGER, W.G. HARRISON & J.J. CULLEN (1979):
Ammonium distribution in Southern California coastal waters and its
role in the growth of phytoplankton.
Limnol. Oceanogr. 24, 495-509
- FERNANDEZ, F. (1979):
Nutrition studies in the nauplius larva of Calanus pacificus (Copepoda:
Calanoidea).
Mar. Biol. 53, 131-147
- FLETCHER, J.O. (1965):
The heat budget of the arctic basin and its relation to climate.
The Rand Corporation, Santa Monica, R-444-PR, 179 pp
- FLOS, J. (1984):
Variability of Coulter Counter data and their relationship with other
oceanographical parameters.
Mar. Ecol. 5(3), 197-216
- FROST, B.W. (1972):
Effects of size and concentration of food particles on the feeding be-
havior of the marine planktonic copepod Calanus pacificus.
Limnol. Oceanogr. 17(6), 805-815
- GAMMELSRØD, T.M., E. MØRK & L.P. RØED (1975):
Upwelling possibilities at an ice edge, homogeneous model.
Mar. Sci. Comm. 1, 115-145
- GASKIN, D.E. (1982):
The ecology of whales and dolphins.
Heinemann, London und Exeter
- GAUDY, R. (1974):
Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions.
Mar. Biol. 25, 125-142
- GIFFORD, D.J., R.N. BOHRER & C.M. BOYD (1981):
Spines on diatoms: Do copepods care?
Limnol. Oceanogr. 26(6), 1057-1061
- GRADINGER, R. (1986):
Die Phytoplanktonverteilung in der Framstraße zwischen Grönland und
Spitzbergen.
Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 94 pp
- GRAINGER, E.H. (1959):
The annual oceanographic cycle at Igloolik in the Canadian Arctic: I.
The zooplankton and physical and chemical observations.
J. Fish. Res. Bd. Can. 16(4), 453-501
- GRAINGER, E.H. & A.A. MOHAMMED (1986):
Copepods in Arctic Sea ice.
In: G. Schriever, H.-K. Schminke & C.-t. Shih (eds.): Proceedings of
the Second International Conference on Copepoda, Ottawa, Canada, 13-17
August 1984, pp 303-310
- GRAN, H.H. (1897):
Bemerkungen über das Plankton des arktischen Meeres.
Ber. dt. Bot. Ges. 15, 132-136

- GUILLARD, R.R.L. & P. KILHAM (1977):
The ecology of marine planktonic diatoms.
In: D. Werner (ed.), The biology of diatoms, pp 372-469, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HAKANSON, J. (1984):
The long and short term feeding conditions in field-caught Calanus pacificus, as determined from the lipid content.
Limnol. Oceanogr. 29(4), 794-804
- HALLBERG, E. & H.-J. HIRCHE (1981):
Differentiation of mid-gut in adults and overwintering copepodids of Calanus finmarchicus and C. helgolandicus.
J. exp. Mar. Biol. Ecol. 48, 283-295
- HARRISON, W.G., T. PLATT & B. IRWIN (1982):
Primary production and nutrient assimilation by natural phytoplankton populations of the eastern Canadian Arctic.
Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39(2), 335-345
- HASSEL, A. (1986):
Seasonal changes in zooplankton composition in the Barents Sea, with special attention to Calanus spp. (Copepoda).
J. Plankton Res. 8(2), 329-339
- HEAD, E.J.H. & R.J. CONOVER (1983):
Induction of digestive enzymes in Calanus hyperboreus.
Mar. Biol. Lett. 4, 219-231
- HEIMDAL, B.R. (1983):
Phytoplankton and nutrients in the waters north-west of Spitsbergen in the autumn of 1979.
J. Plankton Res. 5(6), 901-918
- HELLAND-HANSEN, B. & F. NANSEN (1909):
The Norwegian Sea: Its physical oceanography based upon the Norwegian researches 1900-1904.
Rep. Norw. Fish. Mar. Invest. 2(1(2)), 390 pp
- HIRCHE, H.-J. (1985):
Egg production of the arctic copepod Calanus glacialis.
EOS, Transactions, American Geophysical Union 66(51), 1286
- HIRCHE, H.-J., S. DIEHL & R.N. BOHRER (1985):
Egg production of the Arctic copepod Calanus glacialis.
EOS, Transactions, American Geophysical Union 66(51), 1286
- HOLM-HANSEN, O. (1985):
Nutrient cycles in Antarctic marine ecosystems.
In: W.R. Siegfried, P.R. Condy & R.M. Laws (eds.), Antarctic nutrient cycles and food webs, p 6-10, Springer-Verlag, Berlin
- HORNER, R. & G.C. SCHRADER (1982):
Relative contributions of ice algae, phytoplankton and benthic micro-algae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea.
Arctic 35(4), 485-503

- HSIAO, S.I.C. (1980):
Quantitative composition, distribution, community structure and standing stock of sea ice microalgae in the Canadian Arctic.
Arctic 33, 768-793
- HUNTLEY, M.E. (1981):
Nonselective, nonsaturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador Sea.
Limnol. Oceanogr. 26(5), 831-842
- HUNTLEY, M.E. (1982):
Yellow water in La Jolla Bay, California, July 1980: II. Suppression of zooplankton grazing.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 63, 81-91
- HUNTLEY, M.E., K.-G. BARTHEL & J.L. STAR (1983):
Particle rejection by Calanus pacificus: discrimination between similarly sized particles.
Mar. Biol. 74, 151-160
- IKEDA, T. (1970):
Relationship between respiration rate and body size in marine plankton animals as a function of the temperature of habitat.
Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 21, 91-112
- IKEDA, T. (1985):
Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature.
Mar. Biol. 85, 1-11
- JASCHNOV, W.A. (1970):
Distribution of Calanus species in the seas of the northern hemisphere.
Int. Rev. ges. Hydrobiol. 55(2), 197-212
- JESPERSEN, P. (1939a):
Investigations on the copepod fauna in East Greenland waters: II. Systematic account of the species.
Meddelser om Grönland 119(9), 1-106
- JESPERSEN, P. (1939b):
The zoology of East Greenland: Copepods.
Meddelser om Grönland 121(3), 1-66
- JOHANNESSEN, O.M., J.A. JOHANNESSEN, J. MORISON, B.A. FARRELLY & E.A.S. SVENDSEN (1983):
Oceanographic conditions in the marginal ice zone north of Svalbard in early fall 1979 with an emphasis on mesoscale processes.
J. Geophys. Res. 88, 2755-2769
- KARLSON, P. (1977):
Kurzes Lehrbuch der Biochemie, 10. Auflage
Thieme-Verlag, Stuttgart
- KOEHL, M.A.R. & J.R. STRICKLER (1981):
Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number.
Limnol. Oceanogr. 26(6), 1062-1073
- KREY, J. (1950):
Eine neue Methode zur quantitativen Bestimmung des Planktons.
Kieler Meeresforsch. 7(1), 58-75

- LEE, R.F. (1974):
Lipid composition of the copepod Calanus hyperboreus from the Arctic Ocean. Changes with depth and season.
Mar. Biol. 26, 313-318
- LEE, R.F., J. HIROTA & A.M. BARNETT (1971):
Distribution and importance of wax esters in marine copepods and other zooplankton.
Deep-Sea Res. 18, 1147-1165
- LEE, R.F., J.C. NEVENZEL & G.-A. PAFFENHÖFER (1970):
Wax esters in marine copepods.
Science 167, 1510-1511
- LENZ, J. (1974):
On the amount and size distribution of suspended organic matter in the Kiel bight.
Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. 23, 209-225
- LENZ, J. (1977):
Seston and its main components.
In: G. Rheinheimer (ed.), Microbial ecology of a brackish water environment, pp 37-60, Springer-Verlag Berlin
- LITTLEPAGE, J.L. (1964):
Seasonal variation in lipid content of two Antarctic marine crustacea.
In: Biologie Antarctique, pp 463-470, Herman, Paris
- LOWRY, L.F. & K.J. FROST (1981):
Distribution, growth and foods of Arctic cod (Boreogadus saida) in the Bering, Beaufort and Chukchi Seas.
Can. Field-Nat. 95(2), 186-191
- MACKAS, D.L. & K.E. BURNS (1986):
Poststarvation feeding and swimming activity in Calanus pacificus and Metridia pacifica.
Limnol. Oceanogr. 31(2), 383-392
- MARGALEF, R. (1958):
Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton.
In: A.A. Buzzatti-Traverso (ed.), Perspectives in marine biology, pp 323-349, University of California Press, Berkeley
- MARTENS, P. (1980):
Beiträge zum Mesozooplankton des Nordsylter Wattenmeeres.
Helg. Wiss. Meeresunters. 34, 41-53
- McMAHON, J.W. & F.H. RIGLER (1963):
Mechanisms regulating the feeding rate of Daphnia magna Straus.
Can. J. Zool. 41, 321-332
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR (1955):
On the biology of Calanus finmarchicus. VIII: Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V Calanus.
J. Mar. Biol. Ass. U.K. 34, 495-529
- MULLIN, M.M. (1963):
Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus Calanus.
Limnol. Oceanogr. 8, 239-250

- MULLIN, M.M., P.R. SLOAN & R.W. EPPLEY (1966):
Relationship between carbon content, cell volume and area in
phytoplankton.
Limnol. Oceanogr. 11, 307-314
- NANSEN, F. (1906):
Protozoa on the ice-floes of the north polar sea.
In: F. Nansen (ed.), the Norwegian north polar expedition 1893-1896.
Scientific results. Vol. 5, J. Dybwad, Christiania
- NIEBAUER, H.J. (1982):
Wind and melt driven circulation in a marginal sea ice edge frontal
system: A numerical model.
Cont. Shelf Res. 1(1), 29-78
- NIEBAUER, H.J. & V. ALEXANDER (1985):
Oceanographic frontal structure and biological production at an ice
edge.
Cont. Shelf Res. 4(4), 367-388
- OMORI, M. & W.M. HAMNER (1982):
Patchy distribution of zooplankton: Behavior, population assessment and
sampling problems.
Mar. Biol. 72, 193-200
- PAASCHE, E. (1960):
Phytoplankton distribution in the Norwegian Sea in June, 1954, related
to hydrography and compared with primary production data.
Fisk. Dir. Skr. Ser. Havunders. 12(11), 1-49
- PAFFENHÖFER, G.-A. (1970):
Cultivation of Calanus helgolandicus under controlled conditions.
Helg. wiss. Meeresunters. 20, 346-359
- PAFFENHÖFER, G.-A. (1971):
Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the
marine planktonic copepod Calanus helgolandicus.
Mar. Biol. 11, 286-298
- PAFFENHÖFER, G.-A., J.R. STRICKLER & M. ALCARAZ (1982):
Suspension-feeding by herbivorous calanoid copepods: a cinematographic
study.
Mar. Biol. 67, 193-199
- PAQUETTE, R.G., R.H. BOURKE, J.F. NEWTON & W.F. PERDUE (1985):
The East Greenland polar front in autumn.
J. Geophys. Res. 90(C3), 4866-4882
- PARSONS, T.R., R.J. LeBRASSEUR & J.D. FULTON (1967):
Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell
size and concentration of phytoplankton blooms.
J. Oceanogr. Soc. Japan 23(1), 10-17
- PARSONS, T.R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE (1984):
Biological Oceanographic Processes, 3rd edition
Pergamon Press, Oxford, 330 pp



- PERUYEVA, Y.G. (1977):
Some experimental data on the feeding of the fourth copepodid stage of Calanus glacialis JASCHNOV. Quantitative composition of food.
Oceanology 17(5), 587-590
- PERUYEVA, Y.G. (1984):
A comparison of the feeding of two abundant copepods of the White Sea.
Oceanology 24(5), 613-617
- PROSSER, C.L. (1961):
Oxygen, respiration and metabolism.
In: C.L. Prosser & F.A. Brown (eds.), Comparative Animal Physiology,
pp 153-197, Saunders, Philadelphia
- RAMSFJELL, E. (1960):
Phytoplankton distribution in the Norwegian Sea in June, 1952 and 1953.
Fisk. Dir. Skr., Ser. Havunders. 12(10), 1-39
- RAYMONT, J.E.G. (1980):
Plankton and Productivity in the Oceans, 2nd edition, Vol. 1, Phyto-
plankton. Pergamon Press, Oxford, 489 pp
- RAYMONT, J.E.G. (1983):
Plankton and Productivity in the Oceans, 2nd edition, Vol. 2, Zooplank-
ton
Pergamon Press, Oxford, 824 pp
- RAYMONT, J.E.G., R.T. SRINIVASAGAM & J.K.B. RAYMONT (1969):
Biochemical studies on marine zooplankton. VII. Observations on certain
deep-sea zooplankton.
Int. Rev. ges. Hydrobiol. 54, 357-365
- REDFIELD, A.C. (1934):
On the proportions of organic derivatives in sea water and their rela-
tion to the composition of plankton.
James Johnstone Memorial Volume (Liverpool), pp 176
- RICHARDSON, M.G. & T.M. WHITAKER (1979):
An Antarctic fast-ice food chain: observations on the interaction of
the amphipod Pontogeneia antarctica (Chevreux) with ice-associated
micro-algae.
Br. Antarct. Surv. Bull. 47, 107-115
- RICHMAN, S. (1966)
The effect of phytoplankton concentration on the feeding rate of Dia-
ptomus oregonensis.
Verh. Internat. Verein. Limnol. 16, 392-398
- RICHMAN, S., D.R. HEINLE & R. HUFF (1977):
Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay.
Mar. Biol. 42, 69-84
- RØED, L.P. & J.J. O'BRIEN (1983):
A coupled ice-ocean model of upwelling in the marginal ice zone.
J. Geophys. Res. 88(C5), 2863-2872
- ROGERS, C.G. (1927):
Textbook of comparative physiology
McGraw Hill, New York, 635 pp

SACHS, L. (1984):

Angewandte Statistik, 6. Auflage
Springer, Berlin, 552 pp

SAITO, K. & A. TANIGUCHI (1978):

Phytoplankton communities in the Bering Sea and adjacent areas. II.
Spring and summer communities in seasonally ice-covered areas.
Astarte 11, 27-35

SAKSHAUG, E. & O. HOLM-HANSEN (1984):

Factors governing pelagic production in polar oceans.
In: O. Holm-Hansen, L. Bolis & R. Gilles (eds.), Marine phytoplankton
and productivity. Lecture notes on coastal and estuarine studies, Vol.
8, Springer Berlin pp 1-18

SCHANDELMEIER, L. & V. ALEXANDER (1981):

An analysis of the influence of ice on spring phytoplankton population
structure in the southeast Bering Sea.
Limnol. Oceanogr. 26(5), 935-943

SCHNACK, S.B. (1979):

Feeding of Calanus helgolandicus on phytoplankton mixtures.
Mar. Ecol. Progr. Ser. 1, 41-47

SCHNACK, S.B. (1983):

On the feeding of copepods on Thalassiosira partheneia from the North-
west African upwelling area.
Mar. Ecol. Progr. Ser. 11, 49-53

SCHNACK, S.B. (1985):

Feeding by Euphausia superba and copepod species in response to varying
concentrations of phytoplankton.
In: W.R. Siegfried, P.R. Condy and R.M. Laws (eds.), Antarctic nutrient
cycles and food webs. Springer Berlin pp 311-323

SCHNACK, S.B., V. SMETACEK, B.v. BODUNGEN & P. STEGMANN (1985):

Utilization of phytoplankton by copepods in Antarctic waters during
spring.
In: J.S. Gray & M.E. Christiansen (eds.), Marine Biology of Polar Re-
gions and Effects of Stress on Marine Organisms, John Wiley & Sons
Ltd., Chichester pp 65-81

SHELDON, R.W. & T.R. PARSONS (1967):

A practical manual on the use of the Coulter Counter in marine re-
search.
Coulter Electronics, Toronto, 66 pp

SMETACEK, V. (1975):

Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht.
Diss., Univ. Kiel, 151 pp

SMETACEK, V. (1978):

Die Jahressukzession des Phytoplanktons: Ursache und Bedeutung für das
marine Ökosystem.
Ver. Ges. Ökol., 7. Jahresvers. Kiel 1977, pp 23-28

- SMITH, D.C., J.H. MORISON, J.A. JOHANNESSEN & N. UNTERSTEINER (1984):
Topographic generation of an eddy at the edge of the East Greenland Current.
J. Geophys. Res. 89(C5), 8205-8208
- SMITH, S.L., W.O. SMITH, L.A. CODISPOTI & D.L. WILSON (1985):
Biological observations in the marginal ice zone of the East Greenland Sea.
J. Mar. Res. 43, 693-717
- SMITH, W.O., M.E.M. BAUMANN, D.L. WILSON & L. ALETSEE (1986):
Phytoplankton biomass and productivity in the marginal ice zone of the Fram Strait during summer, 1984.
J. Geophys. Res. (eingereicht)
- SMITH, W.O. & D.M. NELSON (1985):
Phytoplankton bloom produced by a receding ice edge in the Ross Sea: Spatial coherence with the density field.
Science 227, 163-166
- SPINNANGR, G. (1968):
Global radiation and duration of sunshine in Northern Norway and Spitsbergen.
Meteorol. Ann. Oslo 5(3), 65-137
- STRATHMANN, R.R. (1967):
Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume.
Limnol. Oceanogr. 12, 411-418
- SVERDRUP, H.U. (1953):
On the conditions of the vernal blooming of phytoplankton.
J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 18, 287-295
- TANDE, K.S. & U. BÄMSTEDT (1985):
Grazing rates of the copepods Calanus glacialis and C. finmarchicus in arctic waters of the Barents Sea.
Mar. Biol. 87(3), 251-258
- TANDE, K.S., A. HASSEL & D. SLAGSTAD (1985):
Gonad maturation and possible life cycle strategies in Calanus finmarchicus and Calanus glacialis in the northwestern part of the Barents Sea.
In: J.S. Gray & M.E. Christiansen (eds.), Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms, pp 141-155, John Wiley & Sons Ltd., Chichester
- TIMOFEYEV, V.T. (1963):
Interactions of waters from the Arctic Ocean with those from the Atlantic and Pacific.
Oceanology 3(4), 569-579
- UTERMÖHL, H. (1931):
Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons.
Verh. Int. Verein. theor. angew. Limnol. 5, 567-596
- UTERMÖHL, H. (1958):
Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik.
Mitt. Int. Verein. theor. angew. Limnol. 9, 1-38

- VELDHUIS, M.J.W., F. COLIJN & L.A. VENEKAMP (1986):
The spring bloom of Phaeocystis pouchetii in Dutch coastal waters.
Neth. J. Sea Res. 20, 37-48
- VINJE, T.E. (1977):
Sea ice conditions in the European sector of the marginal seas of the Arctic, 1966-1975.
In: K.Z. Lundquist (ed.), Norsk Polarinstitutt Arbok 1975, Norsk Polar-institutt Oslo, pp 163-174
- WADHAMS, P. (1981):
The ice cover in the Greenland and Norwegian Seas.
Rev. Geophys. Space Phys. 19(3), 345-393
- WADHAMS, P. & V.A. SQUIRE (1983):
An ice-water vortex at the edge of the East Greenland Current.
J. Geophys. Res. 88(C5), 2770-2780
- WEISSE, T. (1983):
Feeding of calanoid copepods in relation to Phaeocystis pouchetii blooms in the German Wadden Sea area off Sylt.
Mar. Biol. 74, 87-94
- WIBORG, K.F. (1948):
Some observations on the food of cod (Gadus callarias L.) of the O-II-group from deep water and the littoral zone in Northern Norway and from deep water at Spitsbergen.
Fisk. Dir. Skr., Ser. Havunders. 9(4), 1-19
- WIBORG, K.F. (1955):
Zooplankton in relation to hydrography in the Norwegian Sea.
Fisk. Dir. Skr., Ser. Havunders. 11(4), 1-66
- WIBORG, K.F. (1960):
Investigations on zooplankton in Norwegian waters and in the Norwegian Sea 1957-58.
Fisk. Dir. Skr., Ser. Havunders. 12(6), 1-19
- ZENKEVITCH, L. (1963):
Biology of the seas of the U.S.S.R.
Allen & Unwin, London, 955 pp
- ZÖLLNER, N. & K. Kirsch (1962):
Über die quantitative Bestimmung von Lipiden (Mikromethode) mittels der vielen Lipoiden (allen bekannten Plasma-Lipoiden) gemeinsamen Sulfo-Phospho-Vanillin-Reaktion.
Z. ges. exp. Med. 135, 545-561

DATENANHANG

Auflistung der benutzten Parameter:

C_1	Anfangskonzentration im Kontrollbehälter bei den Versuchen zur Nahrungsaufnahme ($10^3 \mu\text{m} \cdot \text{cm}^{-3}$) oder ($\mu\text{gC} \cdot \text{dm}^{-3}$)				
C_2	Endkonzentration im Kontrollbehälter	"	"	"	
C_1^*	Anfangskonzentration im Versuchsbehälter	"	"	"	
C_2^*	Endkonzentration im Versuchsbehälter	"	"	"	
C_m	Mittlere Konzentration im Versuchsbehälter	"	"	"	
$t_2 - t_1$	Versuchsdauer (h)				
k	Wachstumskonstante der Algen (h^{-1})				
g	'Grazing'-Koeffizient der Copepoden (h^{-1})				
F	Filtrationsrate ($\text{cm}^3 \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)				
I_1	Ingestionsrate ($10^3 \mu\text{m}^3 \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$), basierend auf Coulter Counter				
I_2	" ($\mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)	"	"	"	"
I_3	" (% Körper-C $\cdot \text{d}^{-1}$)	"	"	"	"
I_4	" ($\mu\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	"	"	"	"
I_{2a}	" ($\mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)	"	"	Zellzählungen und Umrechnung des Zellvolumens in Kohlenstoff nach STRATHMANN (1967)	
V	Volumen des Versuchsgefäßes (cm^3)				
N	Anzahl der Tiere				
W	Gewicht der Tiere ($\mu\text{gC} \cdot \text{Tier}^{-1}$)				
f	Umrechnungsfaktor von Volumen in Kohlenstoff anhand der Coulter Counter- Ergebnisse und der Messungen im C/N-Analysator ($\text{gC} \cdot \text{cm}^{-3}$)				
r_s	Spearman-Rang-Korrelationskoeffizient				
POC	Partikulärer Organischer Kohlenstoff ($\text{g} \cdot \text{dm}^{-3}$) oder ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) (0-40 m integriert)				
PPC	Phytoplankton-Kohlenstoff ($\text{g} \cdot \text{dm}^{-3}$)				
Chl <u>a</u>	Chlorophyll <u>a</u> ($\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$) oder ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) (0-40 m integriert)				
PP	Primär-Produktion ($\mu\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) (integriert in der Euphotischen Zone)				
D_E	Tiefe der Euphotischen Zone, berechnet anhand der Secchi-Tiefe				
D	Zooplankton-Dichte ($\text{Tiere} \cdot \text{m}^{-3}$) oder ($\text{Tiere} \cdot \text{m}^{-2}$) (0-100 m integriert)				

Tabelle A: Lage der Stationen, Zeitpunkte des Beginns der Probennahmen, in-situ und Versuchs-Temperaturen (°C). Als in-situ Temperatur ist jeweils die niedrigste und die höchste Temperatur aus den oberen 100 m angegeben.

Station	geographische Breite Länge		Datum	Uhrzeit	Min/Max-Temp. <u>in situ</u> (°C)	Vers.- Temp.(°C)
229	80°20'N	1°01'W	27.6.84	2.00	-1,76/-1,67	5,0
232	80°21'N	3°22'W	28.6.84	1.30	-1,69/-1,49	-
239	80°35'N	6°15'W	29.6.84	8.20	-1,75/-1,17	-
245	79°24'N	10°41'W	30.6.84	9.00	-1,70/-0,89	4,0
253	79°18'N	2°57'W	1.7.84	12.15	-1,75/ 0,56	4,0
260	79°06'N	3°40'E	2.7.84	5.10	-1,27/ 1,97	4,0
264	79°06'N	1°44'E	2.7.84	14.25	-0,73/ 1,22	5,0
271	80°26'N	1°20'E	3.7.84	7.50	-1,70/ 2,36	-
272	80°19'N	1°30'E	4.7.84	12.20	-1,60/ 0,39	-
273	80°17'N	1°28'E	4.7.84	20.00	-1,70/ 0,98	-
275	78°25'N	0°29'W	5.7.84	13.30	1,81/ 4,11	3,0
277	78°23'N	2°37'W	5.7.84	22.30	1,32/ 3,96	3,0
280	78°26'N	3°45'W	6.7.84	6.30	-1,01/ 0,86	5,0
283	78°25'N	5°06'W	6.7.84	17.30	-1,69/-1,36	5,0
287	78°41'N	2°19'W	7.7.84	10.59	-	4,0
288	78°56'N	0°01'W	7.7.84	16.00	3,05/ 4,64	4,0
291	78°56'N	1°27'W	8.7.84	0.40	-	4,0
294	78°53'N	2°36'W	8.7.84	10.00	1,73/ 3,22	4,0
296/1	79°36'N	6°36'W	9.7.84	13.10	-1,71/-1,13	-
296/2	79°31'N	6°26'W	10.7.84	12.40	-1,66/-1,04	4,0
297	79°42'N	6°41'W	11.7.84	13.45	-1,66/-1,20	4,0
298	79°48'N	5°40'W	12.7.84	9.00	-1,74/-1,22	3,0
299	79°48'N	5°28'W	13.7.84	10.00	-1,72/-1,48	-
300	79°47'N	5°16'W	14.7.84	9.30	-1,74/-1,15	-
302	79°46'N	3°55'W	14.7.84	21.00	-1,74/-1,45	-
304	79°36'N	1°22'W	15.7.84	12.45	-1,51/ 2,42	3,0
308	79°04'N	0°27'E	16.7.84	13.30	-1,16/ 2,11	-

Tabelle A: Lage der Stationen, Zeitpunkte des Beginns der Probennahmen, in-situ und Versuchs-Temperaturen (°C). Als in-situ Temperatur ist jeweils die niedrigste und die höchste Temperatur aus den oberen 100 m angegeben.

Station	geographische Breite Länge		Datum	Uhrzeit	Min/Max-Temp. <u>in situ</u> (°C)	Vers.- Temp.(°C)
18	81°31'N	5°43'E	7.7.83	8.34	-1,68/ 0,76	2,0
24	80°56'N	5°44'E	8.7.83	12.30	-0,93/ 3,48	2,0
31	79°55'N	1°52'E	9.7.83	15.10	1,81/ 2,94	2,5
37	79°39'N	2°44'E	12.7.83	7.34	-	2,5
58	79°20'N	3°32'E	13.7.83	6.05	-	2,5
60	79°46'N	12°06'W	15.7.83	8.30	-1,70/ 0,88	2,5
64	79°47'N	4°15'W	16.7.83	8.20	-1,70/-0,79	2,5
67	79°45'N	0°38'E	17.7.83	18.00	-1,68/ 4,27	2,5
70	79°44'N	5°21'E	18.7.83	10.18	3,33/ 5,61	2,5
75	79°45'N	10°27'E	19.7.83	6.14	2,62/ 3,46	-
157	79°00'N	4°25'W	16.6.84	4.51	-1,39/ 0,35	-
158	78°54'N	3°20'W	16.6.84	13.52	-1,32/ (0m)	-
164	79°17'N	3°32'W	17.6.84	11.00	-1,78/-1,59	-
174	79°53'N	4°09'E	18.6.84	17.56	0,79/ 3,53	3,0
178	80°04'N	3°35'E	19.6.84	2.00	0,58/ 2,68	5,0
182	80°15'N	2°40'E	19.6.84	16.30	-1,18/ 2,56	5,0
185	80°18'N	4°56'E	20.6.84	6.00	0,45/ 2,31	4,0
188	80°08'N	5°34'E	20.6.84	16.00	1,37/ 3,75	4,0
190	79°54'N	6°23'E	20.6.84	20.20	2,16/ 3,53	5,0
198	80°31'N	6°47'E	21.6.84	17.30	-0,78/ 2,58	4,0
201	80°17'N	7°45'E	21.6.84	23.15	1,49/ 3,19	-
203	80°03'N	8°26'E	22.6.84	6.00	2,64/ 3,19	4,5
214	80°12'N	2°25'E	23.6.84	10.24	-	4,5
223	80°11'N	1°58'E	24.6.84	10.00	-0,16/ 2,61	4,5
224	80°06'N	2°14'E	25.6.84	22.50	0,37/ 2,45	5,0
225	80°06'N	1°47'E	26.6.86	3.00	0,10/ 2,67	5,0
226	80°20'N	2°01'E	26.6.86	8.00	-1,46/2,77	-

Tabelle B: Partikel-Volumen ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) und POC-Gehalt ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in situ und Umrechnungsfaktor f ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) von Volumen in C-Gehalt des Sestons. Der Mittelwert \bar{f} wurde zur Umrechnung nach Gleichung 8 benutzt. Die POC-Werte von den Stationen 18-75 beruhen auf Messungen der Organischen Substanz (OS) durch Veraschung und betragen 50% der OS-Meßwerte. Die POC-Werte von den Stationen 157-308 wurden in einem Perkin-Elmer-C/N-Analysator gemessen.

Station	Tiefe	Volumen	POC	f	\bar{f}
67	5	329	115	0,3496	0,4187
	20	164	80	0,4878	
	40	72	35		
	80	256			
	150	52			
	300	101			
70	5	1805	420	0,2327	0,3094
	20	1295	500	0,3861	
	40	99	105		
	80	131			
	150	59			
	300	31			
75	5	570	145	0,2544	0,2318
	10	571	125	0,2189	
	20	473	105	0,2220	
	25	559	110		
	30	401	90		
	40	337	75		
157	4	274			
	75	753			
158	0	648	120	0,1848	0,1848
164	0	125	54	0,4306	0,4306
174	5	957	112	0,1173	0,1683
	20	636	140	0,2194	
	40	336	123		
	75	214			
	100	119			
178	5	378	334	0,8848	0,6442
	20	1953	788	0,4037	
	40	619	334		
	75	93			
	100	48			
182	5	361	190	0,5274	0,6030
	20	246	167	0,6785	
	40	275	148		
	75	141			
	100	88			
	200	0			

Tabelle B: Partikel-Volumen ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) und POC-Gehalt ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in situ und Umrechnungsfaktor f ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) von Volumen in C-Gehalt des Sestons. Der Mittelwert \bar{f} wurde zur Umrechnung nach Gleichung 8 benutzt. Die POC-Werte von den Stationen 18-75 beruhen auf Messungen der Organischen Substanz (OS) durch Veraschung und betragen 50% der OS-Meßwerte. Die POC-Werte von den Stationen 157-308 wurden in einem Perkin-Elmer-C/N-Analysator gemessen.

Station	Tiefe	Volumen	POC	f	\bar{f}
18	0	600	306	0,5104	0,5104
24	5	1176	250	0,2126	0,2888
	20	685	250	0,3649	
	40	229	180		
	80	126			
	150	47			
	300	56			
31	5	824	170	0,2063	0,2514
	20	1282	380	0,2964	
	40	423	145		
	80				
	150				
	300				
37	5	408	230	0,5638	0,5609
	20	215	120	0,5581	
	40	92	55		
	80	41			
	150	6			
	300				
58	5	1120	440	0,3929	0,4111
	20	559	240	0,4293	
	40	72	80		
	80	33			
	150	72			
	300	37			
60	5	105	120	1,1429	1,4165
	20	71	120	1,6901	
	40	31	55		
	60	63			
	80	13			
	150	16			
64	5	79	90	1,1393	1,1393
	20	57	85		
	40	32	54		
	80	36			
	150	73			
	300	29			

Tabelle B: Partikel-Volumen ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) und POC-Gehalt ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in situ und Umrechnungsfaktor f ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) von Volumen in C-Gehalt des Sestons. Der Mittelwert \bar{f} wurde zur Umrechnung nach Gleichung 8 benutzt. Die POC-Werte von den Stationen 18-75 beruhen auf Messungen der Organischen Substanz (OS) durch Veraschung und betragen 50% der OS-Meßwerte. Die POC-Werte von den Stationen 157-308 wurden in einem Perkin-Elmer-C/N-Analysator gemessen.

Station	Tiefe	Volumen	POC	f	\bar{f}
223	5	526	87	0,1662	0,2497
	20	240	80	0,3331	
	40	280	108		
	75	73			
	100	80			
224	5	325	102	0,3141	0,3916
	20	620	291	0,4691	
	40	373	286		
	75	214			
	100	20			
225	5	270	154	0,5020	0,4770
	20	760	344	0,4521	
	40	273	171		
	75	70			
	100	130			
226	5	111	69	0,6257	0,7698
	20	120	110	0,9139	
	40	0	22		
	75	0			
	100	0			
229	5	65	25	0,3802	0,9706
	20	27	42	1,5611	
	40	13	40		
	75	30			
	100	0			
232	5	27	44	1,6293	1,0386
	20	73	33	0,4479	
	40	13	24		
	100	33			
	200	13			
239	5	75	45	0,5977	0,4658
	20	76	25	0,3339	
	40	30	36		
	75	57			
	100	55			

Tabelle B: Partikel-Volumen ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) und POC-Gehalt ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in situ und Umrechnungsfaktor f ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) von Volumen in C-Gehalt des Sestons. Der Mittelwert \bar{f} wurde zur Umrechnung nach Gleichung 8 benutzt. Die POC-Werte von den Stationen 18-75 beruhen auf Messungen der Organischen Substanz (OS) durch Veraschung und betragen 50% der OS-Meßwerte. Die POC-Werte von den Stationen 157-308 wurden in einem Perkin-Elmer-C/N-Analysator gemessen.

Station	Tiefe	Volumen	POC	f	\bar{f}
185	5	394	84	0,2133	0,2204
	20	420	96	0,2275	
	40	247	103		
	75	134			
	100	167			
188	5	1373	524	0,3817	0,3736
	12	1231	450	0,3656	
	32	648	248		
	75	60			
	100	127			
190	5	727	263	0,3613	0,3637
	20	347	127	0,3661	
	40	277	165		
	75	154			
198	5	144	99	0,6848	0,6328
	20	134	78	0,5807	
	40	154	95		
	75	54			
	100	82			
201	4	994	323	0,3244	0,2817
	5	746	163	0,2189	
	20	544	164	0,3018	
	40	481	168		
	75	79			
203	5	654	96	0,1472	0,2881
	20	514	220	0,4289	
	37	114	61		
	75	100			
	100	40			
214	3	407	115	0,2837	0,2928
	5	407	104	0,2551	
	7	567	111	0,1965	
	11	567	141	0,2491	
	20	694	333	0,4798	

Tabelle B: Partikel-Volumen ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) und POC-Gehalt ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in situ und Umrechnungsfaktor f ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) von Volumen in C-Gehalt des Sestons. Der Mittelwert \bar{f} wurde zur Umrechnung nach Gleichung 8 benutzt. Die POC-Werte von den Stationen 18-75 beruhen auf Messungen der Organischen Substanz (OS) durch Veraschung und betragen 50% der OS-Meßwerte. Die POC-Werte von den Stationen 157-308 wurden in einem Perkin-Elmer-C/N-Analysator gemessen.

Station	Tiefe	Volumen	POC	f	\bar{f}
273	5	240	74	0,3066	0,3508
	13	171	70	0,4112	
	20	107	36	0,3345	
	30	77	33		
	40	40	23		
	75	11			
	100	42			
	200	36			
275	5	604	127	0,2110	0,2282
	20	387	95	0,2455	
	40	114	53		
	75	74			
	100	67			
	200	47			
277	5	234	105	0,4488	0,4930
	20	127	68	0,5372	
	40	40	41		
	75	20			
	100	20			
	200	4			
280	5	393	112	0,2852	0,4534
	20	248	154	0,6216	
	40	113	61		
	75	66			
	100	13			
	200	0			
283	5	93	38	0,4131	0,5846
	20	46	35	0,7561	
	40	0	16		
	75	0			
	100	13			
	200	33			
288	5	921	416	0,4518	0,4167
	13	1033	435	0,4209	
	20	946	357	0,3772	
	40	520	394		
	75	73			
	100	53			
	200	53			

Tabelle B: Partikel-Volumen ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) und POC-Gehalt ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in situ und Umrechnungsfaktor f ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) von Volumen in C-Gehalt des Sestons. Der Mittelwert \bar{f} wurde zur Umrechnung nach Gleichung 8 benutzt. Die POC-Werte von den Stationen 18-75 beruhen auf Messungen der Organischen Substanz (OS) durch Veraschung und betragen 50% der OS-Meßwerte. Die POC-Werte von den Stationen 157-308 wurden in einem Perkin-Elmer-C/N-Analysator gemessen.

Station	Tiefe	Volumen	POC	f	\bar{f}
245	5	520	110	0,2109	0,2273
	20	553	135	0,2436	
	30	553	92		
	40	320	83		
	75	133			
	100	93			
253	5	49	29	0,5896	1,7598
	20	9	26	2,9300	
	40	69	15		
	75	20			
	100	96			
	200	106			
260	5	660	186	0,2825	0,3053
	20	460	151	0,3280	
	40	147	90		
	75	73			
	100	53			
	200	29			
264	5	587	199	0,3394	0,4964
	20	930	608	0,6533	
	40	100	40		
	75	199			
	100	67			
	200	20			
271	5	193	49	0,2547	0,2902
	20	169	55	0,3258	
	40	40	19		
	75	20			
	100	73			
	200	43			
272	5	100	42	0,4180	0,5208
	20	60	37	0,6237	
	40	67	31		
	75	14			
	100	9			
	200	74			

Tabelle B: Partikel-Volumen ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) und POC-Gehalt ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in situ und Umrechnungsfaktor f ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) von Volumen in C-Gehalt des Sestons. Der Mittelwert \bar{f} wurde zur Umrechnung nach Gleichung 8 benutzt. Die POC-Werte von den Stationen 18-75 beruhen auf Messungen der Organischen Substanz (OS) durch Veraschung und betragen 50% der OS-Meßwerte. Die POC-Werte von den Stationen 157-308 wurden in einem Perkin-Elmer-C/N-Analysator gemessen.

Station	Tiefe	Volumen	POC	f	\bar{f}
300	5	140	48	0,3411	0,5022
	10	73	38	0,5164	
	20	46	30	0,6489	
	40	0	29		
	75	0			
	100	0			
	200	0			
302	5	15	44	2,9213	2,4087
	20	13	25	1,8962	
	40	0	26		
	75	33			
	100	73			
	200	0			
304	5	255	75	0,2958	0,3238
	12	317	76	0,2405	
	20	143	62	0,4351	
	40	151	28		
	75	64			
	100	94			
	200	37			
307	5	390	157	0,4023	0,3776
	20	479	169	0,3530	
	25	531	168		
308	5	307	54	0,1768	0,3031
	20	208	89	0,4293	
	35	195	128		
	40	80	56		
	75	113			
	100	70			
	200	27			

Tabelle B: Partikel-Volumen ($\text{mm}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) und POC-Gehalt ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) in situ und Umrechnungsfaktor f ($\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) von Volumen in C-Gehalt des Sestons. Der Mittelwert \bar{f} wurde zur Umrechnung nach Gleichung 8 benutzt. Die POC-Werte von den Stationen 18-75 beruhen auf Messungen der Organischen Substanz (OS) durch Veraschung und betragen 50% der OS-Meßwerte. Die POC-Werte von den Stationen 157-308 wurden in einem Perkin-Elmer-C/N-Analysator gemessen.

Station	Tiefe	Volumen	POC	f	\bar{f}
294	5	567	350	0,6173	0,5632
	20	340	173	0,5091	
	40	62	70		
	75	0			
	100	0			
	200	0			
296/1	5	1213	218	0,1798	0,1908
	20	552	111	0,2018	
	40	66	39		
	75	34			
	100	47			
	200	40			
296/2	5	1554	172	0,1105	0,1257
	20	1007	142	0,1408	
	40	104	55		
	75	57			
	100	0			
	200	0			
297	5	1160	146	0,1255	
	9	1207	134	0,1108	
	14	1187	139	0,1167	
	20	907	164	0,1803	
	40	213	66		
	75	12			
	100	20			
	200	4			
298	5	300	103	0,3434	0,4442
	20	83	45	0,5449	
	40	13	23		
	75	7			
	100	0			
	200	0			
299	5	19	26	1,3532	1,1297
	13	20	24	1,1980	
	20	41	34	0,8378	
	40	0	25		
	75	0			
	100	8			
	200	0			

Tabelle C: Zusammensetzung des Zooplanktons in den Versuchsansätzen bei Messung der Nahrungsaufnahme nach Tiefenstufen. Die Copepoden wurden nach Art und Stadium bestimmt. "Andere Copepoden" sind kleine, nicht identifizierte Copepoden von 1-2 mm Gesamtlänge. Angegeben sind Art, Stadium und Anzahl der gefundenen Tiere.

Station 31, 0-25 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIV	1
	CV	4
<u>C. hyperboreus</u>	CIV	15
	CV	4
<u>Metridia longa</u>	AF	1
andere Copepoden		3

Station 37, 25-50 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIII	3
	CIV	17
	CV	15
	AF	2
<u>C. glacialis</u>	CIII	1
<u>C. hyperboreus</u>	CIV	20
andere Copepoden		1

Station 58, 0-25 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIII	1
	CIV	4
	CV	6
	AF	3
<u>C. hyperboreus</u>	CIV	4
andere Copepoden		2

Station 58, 200-400 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIV	20
	CV	2
	AF	1
<u>C. glacialis</u>	CV	5
<u>C. hyperboreus</u>	CIV	10
	CV	6
<u>Metridia longa</u>	AF	1
andere Copepoden		3

Station 37, 0-25 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CII	1
	CIII	5
	CIV	11
	CV	1
	AF	1
<u>C. hyperboreus</u>	CIV	21
andere Copepoden		3

Station 37, 50-100 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIV	1
	CV	14
	AF	6
<u>C. glacialis</u>	CIII	1
	AF	1
<u>C. hyperboreus</u>	CIV	16
	CV	1
	AF	1
andere Copepoden		2

Station 58, 25-50 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIII	1
	CIV	4
	CV	5
	AF	3
<u>C. glacialis</u>	CV	6
<u>C. hyperboreus</u>	CIV	7

Station 60, 0-25 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIII	7
	CV	1
	AF	2
<u>C. glacialis</u>	CIII	2
	CIV	1
	CV	9
	AF	3
<u>C. hyperboreus</u>	CV	2
	AF	1
andere Copepoden		2

Station 64, 0-25 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIII	3
	CIV	3
	CV	5
	AF	1
<u>C. glacialis</u>	CV	7
	AF	7
<u>C. hyperboreus</u>	CV	2
	AF	2
<u>Metridia longa</u>	AF	1

Station 70, 25-50 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIII	4
	CIV	2
	CV	55
	AF	70
<u>C. glacialis</u>	AF	1
<u>C. hyperboreus</u>	CIV	8
<u>Euchaeta sp.</u>	CIII	1
	CIV	1
<u>Metridia longa</u>	AF	7
andere Copepoden		6

Station 70, 0-25 m:

<u>C. finmarchicus</u>	CIII	1
	CIV	3
	CV	27
	AF	45
<u>C. glacialis</u>	CV	1
<u>C. hyperboreus</u>	CIV	10
	CV	1
<u>Metridia longa</u>	AF	2
andere Copepoden		2

Tabelle D: Spearman-Rang-Korrelationskoeffizienten r_s . $r_s(A)$: Abhängigkeit der Filtrationsrate von der Biomasse (Volumen) in der gleichen Größenklasse. $r_s(B)$: Abhängigkeit der Filtrationsrate von der Partikelgröße. $r_s(C)$: Abhängigkeit der Biomasse (Volumen) in einer Größenklasse von der Partikelgröße. $r_s(C)$ wurde nur berechnet, wenn $r_s(A)$ und $r_s(B)$ gleichzeitig signifikant von 0 verschieden waren.

a) Calanus finmarchicus CV:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
174	12	0,0664	0,4825	
178	13	-0,1071	0,2363	
190	12	0,0629	-0,2797	
214	13	0,2472	0,6923	
223	12	0,4650	0,7832	
224	13	0,2280	0,5714	
225	12	-0,3461	0,7203	
245	13	0,2087	0,1813	
260	12	0,5419	0,5734	0,2587
264	12	0,5699	0,5874	0,2867
275	12	-0,6643	0,0210	
287	14	0,4549	0,5023	
288	11	0,0636	0,1727	
291	12	-0,3286	0,3367	
294	11	-0,0090	0,3909	
296	13	0,3076	0,6758	
297	13	0,5604	0,4286	
298	13	-0,4670	0,5659	

b) C. finmarchicus AF:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
58	11	-0,6386	0,8750	
67	10	-0,1061	0,9182	
174	12	-0,2727	0,8881	
178	12	-0,3706	0,2657	
214	13	0,0054	0,6868	
223	11	0,0909	0,6000	
224	12	0,4190	0,5455	
225	12	-0,0559	0,6853	
245	12	0,2307	0,1748	
260	12	0,2028	0,9650	
264	12	0,6293	0,5944	0,2657
275	12	-0,1748	0,5594	
283	11	0,3454	0,6273	
287	14	0,5780	0,8813	0,8022
288	12	-0,5804	0,9231	
294	11	-0,5636	0,9273	
296	13	0,6593	0,8407	0,5275
297	13	0,5796	0,4780	0,5165

c) C. glacialis CV:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
245	13	0,3598	0,0907	
296	13	0,3736	0,7088	
298	12	0,4685	0,3497	

d) C. glacialis AF:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
60	10	0,3818	0,9636	

e) C. hyperboreus CIV:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
178	13	0,4011	0,1044	
188	13	0,3406	0,5440	
203	13	-0,2912	0,6319	
214	13	0,5054	0,8297	0,5165
223	12	0,7062	0,9021	0,6643
225	12	-0,0069	0,2238	
245	13	0,2692	0,0440	
253	9	-0,3833	-0,1333	
277	11	-0,3500	0,8545	
280	13	0,3461	0,4066	

f) C. hyperboreus CV:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
18	13	0,3736	0,3846	0,4066
31	13	0,0604	0,2143	
60	11	0,5250	0,7818	
277	10	0,1878	0,5394	
280	13	0,7307	0,5385	0,7967
283	10	-0,0909	0,7091	
297	13	0,7967	0,4725	
298	13	0,1593	0,1978	

g) C. hyperboreus AF:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
18	13	0,4504	0,3626	0,2747
31	13	-0,1703	-0,0714	
67	10	-0,0303	0,7818	
174	12	0,1958	0,8112	
224	13	0,3791	0,8462	0,5989
245	13	0,7307	0,9121	
280	13	0,5549	0,3187	
298	13	-0,3516	-0,4066	

h) Copepodite 0-25 m:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
31	13	-0,1978	0,3626	
37	10	0,0182	0,7455	
58	13	0,1250	0,3503	
60	8	-0,0714	0,8333	
70	12	-0,5455	0,9790	

i) Copepodite 25-50 m:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
37	11	-0,7023	0,8545	
58	13	-0,2473	0,9011	
70	11	-0,4364	1,0000	

j) Copepodite 50-100 m:

Station	n	$r_s(A)$	$r_s(B)$	$r_s(C)$
37	10	-0,7121	0,6576	

Tabelle E: Kohlenstoff-Gehalte W ($\mu\text{g} \cdot \text{Tier}^{-1}$), Lipid-Gehalte Lip ($\mu\text{g} \cdot \text{Tier}^{-1}$), Anteil der Lipide am Trockengewicht LipX (%) und C/N-Verhältnis von Calanus spp.

a) C. finmarchicus CV:

Station	W	Lip	LipX	C/N
164	165			7,10
174	242			6,93
178	294	218	44	6,39
190	241			6,90
201	187	254	44	8,63
214	276	61	14	7,76
223	270	178	41	8,69
224	186	128	39	5,72
225	269	92	21	7,60
229	174	126	45	7,19
232	213	143	38	6,48
245	251			7,00
253	219	85	24	6,33
260	258			7,64
264	341	110	20	8,30
275	346	254	46	7,77
277	333	118	22	7,21
287	348	226	37	5,94
288	325			6,55
291	321			7,46
294	329	223	39	5,39
296	297			6,90
297	277			6,86
298	260			6,66
300	178	187	36	8,26
304	318	194	37	6,46

Tabelle E: Kohlenstoff-Gehalte W ($\mu\text{g} \cdot \text{Tier}^{-1}$), Lipid-Gehalte Lip ($\mu\text{g} \cdot \text{Tier}^{-1}$), Anteil der Lipide am Trockengewicht Lip% (%) und C/N-Verhältnis von Calanus spp.

b) C. finmarchicus AF:

Station	W	Lip	Lip%	C/N
58	160			
67	156			
164	243			7,62
174	213			4,83
178	282			8,69
201	165	230	85	8,10
214	265	154	34	6,62
223	321	122	24	7,82
224	142			5,40
225	243	112	26	6,23
229	201			6,94
232	186	100	24	8,21
245	309			7,09
253	191			7,33
260	294			7,11
264	371	203	34	7,92
275	260	63	14	5,49
277	237			7,69
283	233			5,38
287	281	127	26	5,97
288	239	65	15	4,63
291	308			6,09
294	278	49	10	5,28
296	355			7,78
297	325			7,73
304	339	233	41	6,49

c) C. glacialis CV:

Station	W	Lip	Lip%	C/N
164	137			7,09
245	455			8,10
253	146			4,99
296	480			6,07
297	502			7,12
298	422	116	16	6,34

d) C. glacialis AF:

Station	W	Lip	Lip%	C/N
60	566			
64	466			
229	493			7,21
232	497	245	27	5,84
253	347			5,92
296	550			5,14
298	531			5,59
300	339	334	36	6,21

e) C. hyperboreus CIV:

Station	W	Lip	Lip%	C/N
178	330			7,86
188	345	37	7	6,69
198	304			7,60
201	339	244	43	7,13
203	337			6,36
214	370			8,74
223	305	196	38	7,21
224	513	285	37	10,42
225	447			9,69
245	551			9,98
253	98			5,43
277	341	316	58	9,39
280	205	140	33	7,10

f) C. hyperboreus CV:

Station	W	Lip	LipZ	C/N
18	659			
24	1449			
31	1015			
60	991			
164	380			7,80
182	863	494	17	9,14
190	789	996	51	8,80
198		283		
203	672	491	42	6,18
229	344	141	22	6,52
232	356	156	24	7,15
253	355	135	20	5,44
277	976	480	30	8,39
280	644			6,25
283	306	160	26	5,48
297	1436			7,79
298	1111			5,70
300	369	131	19	5,77

g) C. hyperboreus AF:

Station	W	Lip	LipZ	C/N
18	1419			
24	2630			
31	1409			
67	863			
158	2398			7,81
174	1690			6,91
182	3718	2487	43	8,82
185	1938			6,42
180	1796	1136	37	7,01
224	2146			5,58
229	772			5,09
232	1684	564	20	9,77
245	665			11,34
253	914	281	14	4,59
264	2310	1371	37	10,64
277	1534	538	20	7,17
280	1132			5,54
283	874	237	14	5,37
291	1335	1164	46	5,66
294	2778	605	14	8,50
298	1929			6,02
300	921	468	26	5,25

Tabelle F: Mittlere Nahrungskonzentration C_m ($\text{ngC} \cdot \text{dm}^{-3}$) und Ingestionsrate I_{2a} ($\text{ngC} \cdot \text{Tier}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$), berechnet nach STRATHMANN (1967) aus den mikroskopischen Zellzählungen.

a) Station 60:

Art	C. glac. AF C_m I_{2a}		C. hyp. AF C_m I_{2a}		0-25 m	
Diatomeen	2509	99	1751	306	1072	218
Dinoflagellaten	210	0	131	4	127	2
Flagellaten	884	53	691	112	796	52
Ciliaten	954	46	702	112	817	52

b) Station 64:

Art	C. glac. AF C_m I_{2a}		0-25 m C_m I_{2a}	
Diatomeen	99	17	211	0
Dinoflagellaten	131	7	131	5
Flagellaten	568	37	578	23
Ciliaten	1061	194	568	166

c) Station 67:

Art	C. finn. AF C_m I_{2a}		C. hyp. AF C_m I_{2a}	
Diatomeen	408	116	591	194
Dinoflagellaten	283	14	344	10
Flagellaten	687	65	768	113
Ciliaten	2622	558	3962	638

d) Station 70:

Art	0-25 m	
	C _m	I _{2a}
Diatomeen	2024	493
Dinoflagellaten	373	25
Flagellaten	5308	182
Ciliaten	2786	496

e) Station 245:

Art	C. finm. CV		C. finm. AF		C. glac. CV		C. hyp. CIV		C. hyp. AF	
	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}
Diatomeen	38562	785	34100	3877	34651	2365	22763	12495	33128	6704
Dinoflagell.	2773	0	1312	483	2480	0	1723	519	969	1037
Flagellaten	3891	0	1564	466	2932	132	1244	910	2140	600
Ciliaten	3666	0	2887	167	3678	0	2633	528	3920	0

f) Station 253:

Art	C. finm. CV		C. finm. AF		C. hyp. CV		C. hyp. AF	
	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}
Diatomeen	65	0	65	0	54	2	58	1
Dinoflagell.	77	12	79	12	99	13	140	8
Flagellaten	238	25	422	1	414	3	329	19
Ciliaten	561	1	343	29	303	40	482	15

g) Station 260:

Art	C. finm. CV		C. finm. AF	
	C _m	I _{2a}	C _m	I _{2a}
Diatomeen	555	0	310	41
Dinoflagellaten	113	19	217	17
Flagellaten	2979	0	1523	22
Ciliaten	2228	0	1972	22